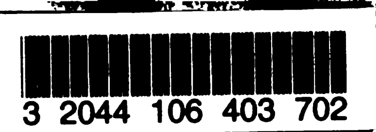
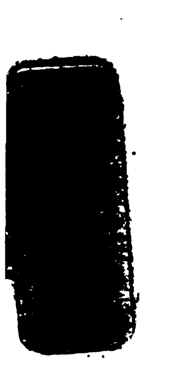
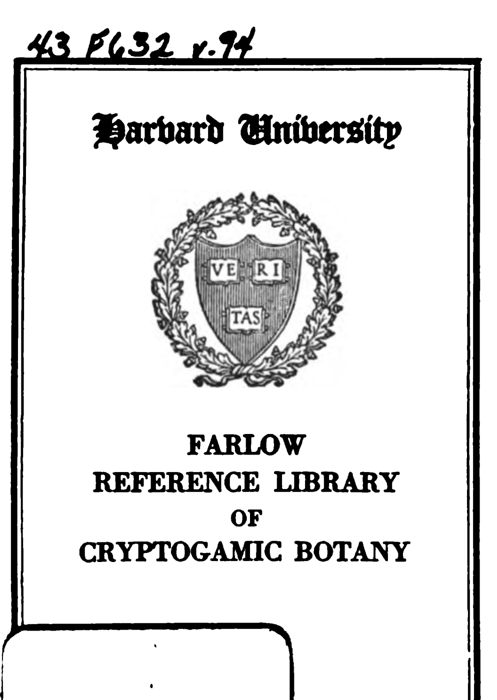
Flora, oder, Botanische Zeitung

Königl. Botanische Gesellschaft in Regensburg, Königl. Bayer. Botanische Gesellschaft zu Regensburg




3 2044 106 403 702




Harvard University
VE RI TAS
FARLOW
REFERENCE LIBRARY
OF
CRYPTOGAMIC BOTANY

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

94. BAND. JAHRGANG 1905.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Mit 3 Tafeln und 104 Textfiguren.

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1905.

Inhaltsverzeichnis.

I. Abhandlungen.

II. Abbildungen.

A. Tafeln.

B. Textfiguren.

Seite 149 und 171 2 Fig. zu Kniep, Milchsaft der Pflanzen.
Seite 206 1 Fig. zu Goebel, Laboratoriumsnotiz.
Seite 325 ff. Fig. 1—5 zu Detto, Blütenbiologische Untersuchungen.
Seite 341 ff. Fig. 1—33 zu Schweiger, Euphorbiaceen.
Seite 389 ff. Fig. 1—11 zu Müller, Boragineen und Solaneen.
Seite 464 ff. Fig. 1—5 zu Steinbrinck, Cohäsionsmeckanik von Pflanzenzellen etc.

III. Literatur.

Das 1. Heft (pag. 1—212) erschien am 5. Dezember 1904, das 2. Heft (pap. 213—384) am 15. Februar 1905, das 3. Heft (pag. 385—508) am 11. Mai 1905.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

94. BAND. JAHRGANG 1905.

Heft I mit 2 eingehefteten Tabellen und 50 Textfiguren.

Erschienen am 5. Dezember 1904.

MARBURG.

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1905.

Bemerkung.

Das Honorar beträgt 25 Mk. pro Druckbogen, für die Literaturbesprechungen 30 Mk. Die Mitarbeiter erhalten 30 Sonderabdrücke kostenfrei. Wird eine gröſsere Anzahl gewünscht, so werden für Druck und Papier berechnet:

Für	10	Exemplare	pro	Druckbogen	Mk.	1.20;	pro	einfarb.	einfache	Tafel	Mk.	—.30
„	20	„	„	„	„	2.50	„	„	„	„	„	—.60
„	30	„	„	„	„	3.80	„	„	„	„	„	—.90
„	40	„	„	„	„	5.—	„	„	„	„	„	1.20
„	50	„	„	„	„	6.50	„	„	„	„	„	1.50
„	60	„	„	„	„	8.—	„	„	„	„	„	2.—
„	70	„	„	„	„	9.20	„	„	„	„	„	2.50
„	80	„	„	„	„	10.50	„	„	„	„	„	3.—
„	90	„	„	„	„	11.50	„	„	„	„	„	3.50
„	100	„	„	„	„	13.50	„	„	„	„	„	4.—

Dissertationen und Abhandlungen systematischen Inhalts werden nicht honoriert; für solche, die umfangreicher als 4 Bogen sind, werden nur 4 Bogen honoriert. Die Kosten für Abbildungen und Tafeln hat bei Dissertationen der Verfasser zu tragen. Da bei diesen von der Verlagshandlung nur die Herstellungskosten berechnet werden, so muſs dieselbe Barzahlung nach Empfang zur Voraussetzung machen. Bei fremdsprachlichen Manuskripten hat der Verfasser die Kosten der Übersetzung zu tragen. Korrekturentschädigungen, die von der Druckerei für nicht verschuldete Korrekturen in Anrechnung gebracht werden, fallen dem Verfasser zur Last. Die Zahlung der Honorare erfolgt nach Abschluſs eines Bandes.

Der Bezugspreis eines Bandes beträgt 20 Mark. Jedes Jahr erscheint ein Band im Umfang von mindestens 30 Druckbogen und zahlreichen Tafeln in 3 bis 5 Heften. Nach Bedürfnis schlieſsen sich an die Jahrgänge Ergänzungsbände an, welche besonders berechnet werden.

Manuskripte und Literatur für die „Flora" sind an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. Goebel in **München**, Luisenstraſse 27/II, zu senden, Korrekturen an die Druckerei von Val. Höfling, München, Lämmerstraſse 1. Alle geschäftlichen Anfragen etc. sind an die unterzeichnete Verlagshandlung zu richten.

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung
Marburg (Hessen-Nassau).

Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln.

Von G. Tischler.

Hierzu 31 Textabbildungen.

Bekanntlich wurde im Jahre 1900 ungefähr gleichzeitig von Němec (I) und Haberlandt (II) die Vermutung ausgesprochen, dafs das Verhalten der Stärkekörner in gewissen Zellen der den Schwerkraftsreiz percipierenden Teile der höheren Pflanzen mit eben dieser Perception in Verbindung zu bringen sei derart, dafs die Stärkekörner hier als Statolithen ähnlich wie die Otolithen bei vielen Tieren funktionieren sollten. Für die oberirdischen Stengel würde die „Stärkescheide“ [1]), für die Wurzel die „Columella“ der Haube ein derartiges „Sinnesorgan“ darstellen. In beiden sind nämlich die Stärkekörner nicht beliebig verteilt, wie meist im Grundgewebe sowie auch in den äufseren Schichten der Wurzelhaube [2]), sondern sie nehmen stets den physikalisch unteren Teil der Zelle ein. Die Columella ist für gewöhnlich scharf von dem übrigen Haubengewebe abgegrenzt, seltener stellen, wie z. B. bei Cucurbita Pepo L.[3]) und C. Melopepo L. oder in den Adventivwurzeln von Brosimum microcarpum Schott (= Br. Alicastrum Sw.)[3]) die Initialzellen für Wurzelkörper und Calyptra einen unregelmäfsigen Zellkomplex am Vegetationspunkt dar. In diesem Falle gibt es Zellen mit solchen Stärkekörnern auch noch im eigentlichen Wurzelkörper, die Columella kann gewissermassen bis in das Plerom verlängert sein. Weiterhin hat Equisetum arvense L. (Němec IV pag. 115—116) Stärke nicht nur in der Haube, sondern auch hinter dem Vegetationspunkt im mittleren Periblem. Nur sehr selten (Trianea bogotensis Karst., Selaginella Marténsii Spring.) fand sich in der Columella überhaupt keine Stärke; diese lag dann aber höher hinauf in den Zellen des Pleroms.

1) Siehe auch die jüngst erschienene Arbeit von H. Schröder (I).

2) Němec (IV), Haberlandt (IV) pag. 458/459 Anm.: „Die in der Haubenspitze und häufig auch in den äufseren seitlichen Schichten der Haube enthaltenen Stärkekörner bilden wahrscheinlich das Baumaterial für die sich schleimig verdickenden Zellwände der äufseren Haubenzellschichten; sie sind unbeweglich resp. unregelmäfsig in der Zelle zerstreut oder um den Zellkern herum angehäuft.“

3) Ein Autorzitat bei Namen werde ich stets nur das erstemal bei Nennung einer Pflanze anführen. Wo die in der Literatur angewendeten Bezeichnungen nicht mit denen des „Kew Index“ übereinstimmen, werde ich auch letztere mit angeben.

Wenn nun die mit solchen „Statolithen" versehenen Wurzeln aus ihrer Gleichgewichtslage gebracht werden (und das gleiche gilt nach Haberlandt für die Stärkescheiden), so folgen die Stärkekörner passiv mit und fallen wieder in den Teil der Zelle, der jetzt zum untersten geworden ist. Bekanntlich nimmt die Hypothese nun an, dafs durch diese veränderte Lage dabei die Stärke an Stellen der plasmatischen Hautschicht gelangt, die eine besondere Sensibilität besitzen, und durch den auf diese Teile ausgeübten Druck eine „Empfindung" für die Lageveränderung in der Zelle hervorgerufen wird. So würde demnach der Schwerkraftsreiz durch eine Druckwirkung percipiert werden, was im übrigen von Pfeffer (I pag. 643) bereits seit langem als möglich angesehen worden war. Selbstverständlich ist damit noch keine Einsicht in das Wesen der Sensibilität selbst gewonnen.

Schon Noll (I) hat, wenn auch in anderer Weise als Němec-Haberlandt es tun, durch theoretische Betrachtung die Notwendigkeit eines solchen Statolithenapparates zu erweisen versucht. In einer späteren Arbeit (Noll III pag. 502) meinte er dann, dafs ein Centrosom diese Funktion übernehmen könnte.

Ich halte es nicht für überflüssig, bei der Menge der Arbeiten der letzten Jahre, die sich mit unserer Frage befassen, das zusammenzustellen, was mir an gesicherten Resultaten hierin vorzuliegen scheint.

Das erste von den beiden österreichischen Forschern für ihre Hypothese beigebrachte Beweismaterial, das durch Resektions-[1]) und Eingipsungsversuche gewonnen war, konnte der Kritik nicht standhalten [Czapek III pag. 116; vor allem aber die Zusammenfassung bei Jost (II) und Pfeffer (I pag. 692)], weil durch diese gewaltsamen Eingriffe in das ganze Zelleben nicht präzisiert werden konnte, inwieweit auch sonstige Alterationen stattfänden. Schon weit mehr sprachen für die Statolithentheorie die Befunde von Haberlandt, wonach an Pflanzen, die durch Kälte ihrer Stärke beraubt waren, eine geotropische Reaktion nicht erfolgte, vielmehr diese erst nach Wiederauftreten der Stärke in höheren Temperaturen ausgelöst wurde. Es liefs sich aber zeigen, dafs auch andere Tropismen durch Kälte beeinflufst werden (Fr. Darwin I), und Pfeffer hat mit Recht die

---

1) Etwas anderes ist es mit den Resektionen, die Němec neuerdings (VI p. 46) angegeben hat. Bei Lupinus albus L. unterbleibt nämlich bei Wegnahme des ganzen Statolithenapparates eine geotropische Krümmung bis zur Neubildung der Stärkekörner, während bei Abschneiden nur eines Teiles der Columella eine Reaktion schon nach sieben Stunden eintritt.

Frage aufgeworfen, ob nicht auch dauernd stärkefreie Objekte ihre geotropische Sensibilität dabei modifizieren würden. Andererseits sprechen einige weitere Beobachtungen doch wieder sehr zugunsten unserer Theorie, so namentlich die von Němec (IV pag. 130), dafs in den älteren Hauptwurzeln von Oryza sativa L., denen die Stärkekörner fehlten, eine geotropische Krümmung ausblieb, während die mit Stärke versehenen nahezu gleich gebauten Nebenwurzeln noch gut reagierten. Und Haberlandt (IV pag. 479) sah, dafs von zwei Capsella-Stengeln, die im Januar aus dem Freien ins Laboratorium gebracht wurden, der eine nach fünfstündiger Rotation am Klinostaten deutlich sich geotropisch krümmte — und dieser besafs auch in der Stärkescheide bewegliche Stärkekörner —, der zweite dagegen gerade blieb — und hier fehlte auch die Stärke!

Ebenso hatte Němec gefunden (V pag. 340), dafs Zwiebeln von Allium Cepa L., die man mehrere Jahre lang aufbewahrt hatte, in den auswachsenden Wurzeln zunächst noch eine stärkefreie Haube zeigten. In dieser Zeit reagierten sie auch noch nicht geotropisch. Erst nach einigen Tagen war letzteres der Fall und nun wurde auch Stärke entdeckt.

Für sehr wertvoll halte ich sodann die Resultate der Haberlandt'schen Schüttelversuche (IV pag. 489—500). Die Stärkekörner werden hier gewaltsam in die sensibeln Plasmahäute hineingetrieben und dadurch wird ein gröfserer Reiz und eine schnellere und stärkere geotropische Reaktion hervorgerufen. Interessant ist, dafs nach Fr. Darwin (I pag. 362) die heliotropische Krümmungsfähigkeit kaum durch Schütteln verändert wird. Wurden die Wurzeln horizontal gelegt, so krümmten sich die geschüttelten erheblich stärker als die ungeschüttelten nur infolge eines geotropischen Reizes. Die Summen der Winkel, die die Wurzeln nach einer bestimmten Zeit mit der Horizontalen machten, verhielten sich dabei wie 144 : 100. Bei heliotropischer Reizung war das Verhältnis dagegen nur wie 105 : 100.

Auffallend ist sodann noch, dafs auch Pflanzen, die für gewöhnlich nicht Stärke als Reservestoff führen, doch solche in der Stärkescheide aufwiesen, wenn die Sprosse geotropisch reagierten (H. Schröder I pag. 273). Erwähnt mögen hier werden Cuscuta und andere Parasiten, Staubfäden von Crinum ornatum (= Cr. zeylanicum L.), Perigon von Iris; und Němec (VI pag. 58) hat jüngst bei Clivia nobilis Lindl., deren Blüten nach Wiesner (IV) geotropisch sind, bereits Stärke in der Scheide nachgewiesen, während sie der verwandten nicht geotropischen Clivia miniata Regel fehlt.

So ist in den letzten Jahren schon eine ganze Fülle von Beobachtungen gemacht worden, die für die Theorie sprechen; wir haben jetzt auf die hinzuweisen, die gegen sie zu sein scheinen.

Der anfänglich von Noll (V pag. 154) und Jost (II pag. 175 ff.) gemachte Einwand, dafs bei intermittierender geotropischer Reizung und bei schwachen Centrifugalwirkungen, bei denen noch keine sichtbare Bewegung der Stärkekörner zu beobachten war, doch schon eine deutliche Krümmung ausgelöst wurde, ist bereits von mehreren Seiten als nicht stichhaltig zurückgewiesen worden (Haberlandt III), Němec (V), Noll (VI) selbst und Pfeffer (I pag. 643). Wie aber der Fund Czapeks (II), dafs die geotropisch reizbare Zone viel höher reiche als die Region der Wurzelhaube, erklärt werden soll, ist zurzeit noch nicht zu ersehen.[1]) Dabei gibt aber auch dieser Forscher die Möglichkeit des von Němec angenommenen Zusammenhanges zu [III pag. (120)], nur sieht er nicht den einzigen Apparat der Wurzel zur geotropischen Reizperception in den Statolithen. Und Němec nähert sich dieser Ansicht in seiner letzten Publikation wenigstens insoweit (VI pag. 53) als er vermutet, die Schwerkraft könne auf zwei verschiedene Arten auf die Pflanzenorgane wirken. Freilich meint er, dafs dies für die Reaktion nicht das gleiche wäre, dafs da vielmehr die von ihm angenommene Vorrichtung notwendig sei.

Němec hatte gleichzeitig mit dem Verlagern der aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Stärkekörner eigenartige Plasmaansammlungen zu beobachten geglaubt, welche sich genau an den Stellen zeigten, die bis dahin von der Stärke bedeckt und die sicher ursprünglich nicht vorhanden gewesen wären (Němec IV pag. 150 ff., pag. 162 ff., V pag. 351). Sie sollten wieder verschwinden, wenn die Statolithen in die normale Lage zurückgelangten. Němec war geneigt, das ganze als ein notwendiges Glied in der Kette von Vorgängen zwischen Perception und Reaktion zu erachten. Aber auch bei den negativ geotropischen Wurzeln von Acanthorrhiza aculeata Wendl. und auch bei vielen Seitenwurzeln fanden sich „normal" die nämlichen Plasmaanhäufungen. Wir kommen damit zu der Forderung, dafs die genannten invers oder mit „Eigenwinkel" wachsenden Wurzeln sich immer in einem besonderen „Reizzustand" befinden,

1) Ich will über die von Wiesner (II) seinerzeit aufgestellte Behauptung die neuerdings wieder Piccard (I) vertritt, dafs nämlich nicht nur die Wurzelspitze geotropisch empfindlich sei, sondern auch andere weiter vom Vegetationspunkt entferntere Teile, gar nicht weiter sprechen. Auch durch die neuen Ausführungen ist sie wohl noch keineswegs wahrscheinlich geworden.



aus dem sie eigentlich in die „Ruhelage" zurückstreben müfsten. Schon Jost (II pag. 177) hat das Unwahrscheinliche hiervon hervorgehoben, und vor kurzem hat nun auch Němec (VI pag. 55) zugegeben, dafs seine Plasmaansammlungen nicht überall, z. B. in den untersuchten Farnwurzeln, auftreten. Er hat infolgedessen den Gedanken fallen gelassen, dafs sie mit der motorischen Reaktion zusammenhängen müfsten.

Schliefslich mag noch erwähnt werden, dafs nach Němec (IV pag. 112 ff.) die Zellkerne in den den Schwerkraftsreiz percipierenden Zellen gleichfalls Wanderungen ausführen; doch verhalten sie sich verschieden, teils passiv, teils aber aktiv.[1]) In letzterem Falle müssen wir von einer negativen Geotaxis sprechen. Die Perception wird durch sie wohl nicht irgendwie beeinflufst, höchstens könnte sie von Nutzen sein, weil dadurch der Kern verhindert wird, den Stärkekörnern bei dem Druck auf die sensible Plasmaschicht „im Wege zu sein".

Bei den ganzen bisherigen Erwägungen haben wir auf eines nicht besonders aufmerksam gemacht, dafs es nämlich zurzeit als unmöglich erscheinen mufs, einen ganz exakten Beweis von dem Zusammenhang zwischen den beweglichen Stärkekörnern und der geotropischen Reizperception zu bringen. Der Grund ist sehr einfach: Wir vermögen wohl die geotropische Reaktion, nicht aber die Perception mit unserem Auge wahrzunehmen, und beide brauchen durchaus nicht immer in gleicher Weise ausgebildet zu sein! Wenn freilich sich aus den Versuchen Czapeks (II pag. 208 ff.) ergeben sollte, dafs die geotropische Perceptionsfähigkeit infolge gewisser chemischer Veränderungen direkt angesehen werden kann, so wäre damit wohl die Möglichkeit nahegebracht, die Statolithentheorie exakt zu erweisen oder zu — widerlegen. Wohl mit Recht sind aber gegen Czapeks Ansichten schwerwiegende Gründe geltend gemacht worden (Jost II pag. 177, Noll III, Němec IV pag. 147, VI pag. 52),

---

1) Vergl. namentlich die Tabelle auf pag. 114. Als besonders merkwürdig werden noch die Keimwurzeln von Lotus corniculatus L. hervorgehoben, bei denen im oberen Teile der axilen Haubenzellen der Kern in der physikalisch oberen Hälfte der Zelle lagert, sich also wie ein spezifisch leichteres Körperchen in einer Flüssigkeit verhält. Im unteren Teile der Haube dagegen, wo wahrscheinlich das spez. Gewicht des Kernes schwerer wird, fand er sich konstant in der unteren Hälfte. Bei Equisetum arvense, das nur in besonderen Haubenzellen einen Statolithenapparat besitzt, sah Němec den Kern in sich teilenden Zellen das Centrum einnehmen, während er später im physikalisch unteren Teile liegt. Ebenso sind die Stärkekörner vor der definitiven Bildung der Tochterzellen diffus verteilt.

und Czapek selbst hat gleiche Reaktionen neuerdings auch bei anderen Reizen, z. B. den heliotropischen, gefunden! (IV.)[1])

Ich habe geglaubt, diese Einleitung über den gegenwärtigen Stand der Frage, ob die Statolithentheorie berechtigt ist oder nicht, vorausschicken zu sollen. Wir wollen nunmehr zu unserem eigentlichen Thema übergehen.

Mehrere der oben genannten Forscher sind bereits der Frage näher getreten, inwieweit das Verhalten der Stärkekörner in Organen, die geotropisch nicht oder nur äufserst schwach reagieren, für oder gegen die Theorie sprechen könne. Ein Beweis freilich kann aus dem eben angeführten Grunde der Verschiedenheit von Perception und Reaktion sich niemals daraus ergeben. So macht auch Haberlandt (IV pag. 956, siehe auch Fitting I pag. 623) ausdrücklich darauf aufmerksam, dafs wohl die nicht geotropischen Organe von geotropischen abstammen und zunächst die Rückbildung der Perceptionsapparate sich im Verluste der Sensibilität der Plasmahäute äufsern könnte, während die Bildung beweglicher Stärkekörner noch länger fortdauert. Darum würde aber doch, wenn ganz allgemein oder in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ein Perceptionsapparat nach Němec oder Haberlandt in den nicht reagierenden Organen fehlt oder verkümmert ist, sich ein ungemein starkes Argument für die Hypothese ergeben, da es schwer zu denken wäre, dafs beides „zufällig" nebeneinander herginge.

Während nun Jost (II pag. 173) bei den Nebenwurzeln zweiten oder dritten Grades, die nicht mehr geotropisch empfindlich sind, genau ebensolche bewegliche Stärke sah wie in den Hauptwurzeln und in den Luftwurzeln, die „anscheinend gar nicht mehr geotropisch waren" (leider werden keine näheren Angaben gemacht), das gleiche fand, so kam doch Haberlandt (IV pag. 458—460) zu ganz anderen Resultaten. Die Nebenwurzeln der zweiten Ordnung, die wohl häufig noch, wenn auch wenig, geotropisch empfindlich sind, zeigten dann auch alle möglichen Übergänge in einer Reaktion des Statolithenapparates. Ricinus communis L. und Plantago major L.

1) Ausgehend von dem schon oben skizzierten Gedankengange, dafs die Schwerkraftseinwirkung auf die Pflanzenorgane nicht einheitlich zu sein braucht, scheint es Němec nicht unmöglich zu sein, dafs nur die eine (durch Statolithen erfolgte) Perception zur geotropischen Reaktion führt, eine andere blofs irgendwelche chemische Veränderungen hervorbringt, die nach Eintreten der Reaktion wieder verschwinden.



erwiesen sich dafür als gute Beispiele. Und in den Würzelchen dritter Ordnung, die wohl wirklich meist gar keinen Geotropismus mehr besitzen, waren auch entweder überhaupt keine Stärkekörner (Fagopyrum esculentum Mnch.) oder solche nur regellos in den äufsersten Schichten (Ricinus communis, Cannabis sativa L.); seltener wie bei Myosotis palustris Rth. und Oxalis Acetosella L. folgten sie noch bei Lageveränderung dem Zuge der Schwerkraft. Hier dürfte man dann auch noch eine geringe Sensibilität für den Schwerkraftsreiz sich denken können.

Es wundert mich, dafs bis jetzt noch nicht die Nebenwurzeln auf ihren Statolithenapparat kurz nach ihrem Hervorbrechen aus der Hauptwurzel untersucht worden sind. Während letztere bekanntlich ja schon fast sofort nach Sprengung der Samenschale geotropisch reagiert und nach Němec (IV pag. 132) die neuentstandenen Stärkekörner, die noch im Samen meist fehlen, in den Dienst der Perception gestellt werden, sehen wir die Nebenwurzeln erster Ordnung häufig eine mehr oder minder lange Strecke geradeaus, autotrop, wachsen. Sehr schön kann man dies ja jederzeit bei Vicia Faba L. beobachten, wo der geotropische „Eigenwinkel" sich nicht unmittelbar nach Hervortreten bemerkbar macht (siehe z. B. Pfeffer I pag. 597). In allen noch horizontalen jungen Nebenwurzeln sah ich nun den Statolithenapparat noch unvollendet; zwar hatten sich die Stärkekörner schon zum grofsen Teile in die physikalisch untere Hälfte der Zelle begeben, aber sehr häufig berührten erst ganz wenige die Hautschicht; fast immer waren einige noch allseitig um den Kern gelagert und einzelne waren ganz im anderen Ende zurückgeblieben. Die anfangs gebildete Stärke ist aber noch ziemlich unregelmäfsig durch die ganze Zelle verteilt. Lange dauert dieses Verhalten natürlich nicht, bald ist der Statolithenapparat fertig und die geotropische Krümmung tritt ein. Besonders achtete ich noch auf die an der Stammbasis entspringenden Wurzeln, die nach Sachs (II) den am stärksten von der Vertikalen abweichenden Eigenwinkel aufweisen. Ich hatte gedacht, in ihnen vielleicht zuweilen gar keine Stärke anzutreffen; doch fand ich solche ausnahmslos vor; in den älteren auch überall als Statolithenapparat. Allerdings sind wohl die Stärkekörner manchmal noch kurz nach ihrer Bildung spezifisch leichter als später (man vergleiche, was oben über das Verhalten des Kerns gesagt war). Tondera (I) hat dieselbe Erscheinung bereits an Cucurbitaceeninternodien studiert. Wenn dieser Autor aber meint, dafs dies gegen die Theorie spreche, weil doch gerade in jungen Organen

geotropische Reaktion vorhanden sei, in alten, bei denen die Stärke wie Statolithen funktionieren könne, dagegen nicht mehr, so ist dabei nicht berücksichtigt, dafs in alten Internodien schon rein mechanisch — durch Ausbildung des Sclerenchymringes — die geotropische Reaktion geschwächt werden kann, ganz abgesehen von dem Aufhören der Wachstumsfähigkeit. Und ob vielleicht anfangs eine geotropische Reaktion nicht wirklich fehlt, gibt Verfasser gar nicht an. H. Schröder (I pag. 274) hat im übrigen gefunden, dafs alle untersuchten Cucurbitaceen eine typische Stärkescheide mit Statolithen besäfsen.

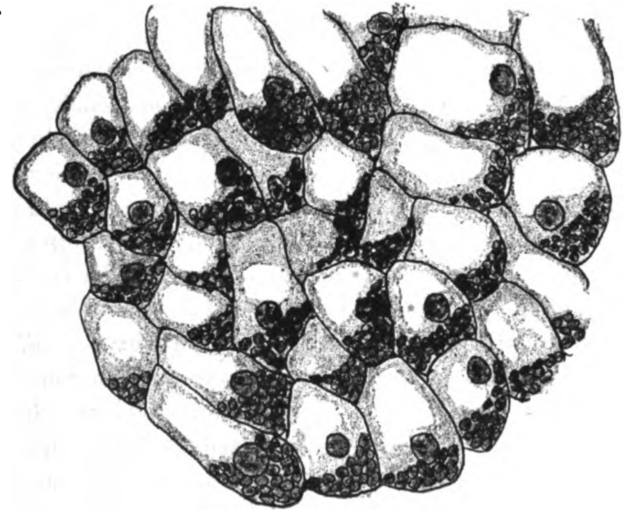


Fig. 1. Vicia Faba. Mittlerer Teil der Wurzelhaube einer Nebenwurzel, die die abgeschnittene Hauptwurzel zu ersetzen gezwungen ist. Statolithen überall vorhanden.

Wurde nun, um zu unseren vorigen Ausführungen zurückzukehren, eine Seitenwurzel gezwungen, schon unmittelbar nach Hervortreten geotropisch zu reagieren, war auch der Statolithenapparat sofort intakt. Ich beraubte zu diesem Zwecke Wurzeln von Vicia Faba der letzten 3 mm von der Spitze; nach wenigen Tagen waren dadurch, wie bekannt, Nebenwurzeln veranlafst, die fehlende Hauptwurzel auch funktionell zu ersetzen. Die Stärkekörner lagen, wie Fig. 1 uns zeigt, alle ohne Ausnahme wie in der abgeschnittenen Hauptwurzel. Es ist ein „Stimmungswechsel“ in dem perceptorischen Apparat eingetreten, wie solcher aufser durch Verwundungen ja auch durch Licht, Temperaturänderung etc. (siehe Pfeffer I pag. 615 ff.) vor sich gehen kann. Gleichzeitig damit hat sich auch die Stärke so ausge-

bildet, dafs sie die genügende Schwere besitzt, um in den physikalisch unteren Teil der Zelle zu fallen. Es ist schwer anzunehmen, dafs beides nicht im Zusammenhang stehen solle!

Ein Mikrotompräparat belehrte mich aufserdem noch, dafs in diesem Falle auf 25 einander folgenden Schnitten von 7,5 μ Dicke die Zellen der Columella mit Statolithen versehen waren, also auch schon in ziemlich weit von der Mediane entfernten Partien.

Dagegen waren in unseren zuerst besprochenen normal auswachsenden Nebenwurzeln schon in den Schnitten, die nur wenig von der Mitte abwichen, die Unregelmäfsigkeiten in der Lagerung stark ausgeprägt.

Von grofser Wichtigkeit für unsere Frage mufste aber eine Untersuchung aller jener Wurzeln sein, die nicht als „sekundäre", „tertiäre" usw., sondern als „primäre" im Sinne von Sachs (III pag. 3) dem geotropischen Reiz gegenüber unempfindlich sind. Dieser Forscher hat ja hier die Bezeichnung „primär" nicht nur für die ursprüngliche Keimwurzel, sondern auch für alle übrigen Wurzeln erster Ordnung gebraucht, die an „beliebigen Stellen von kräftigen Laubsprofsen, was zumal an Rhizomen, Stolonen, Knollen, selbst Blattstielen ganz gewöhnlich vorkommt", entspringen. Dabei wollen wir vorläufig noch alle die, welche besonderen biologischen Verhältnissen angepafst sind, wie z. B. die Luft- oder Haftwurzeln, nicht in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen, sondern nur die primären Erdwurzeln, die geotropisch und die nichtgeotropisch reagieren, miteinander vergleichen. Sehr erstaunlich ist es nun, dafs man im allgemeinen gar nicht einmal weifs[1]), dafs ageotropische primäre Adventivwurzeln ziemlich verbreitet sind; gelegentliche Literaturangaben sind fast immer ohne die gebührende Berücksichtigung geblieben und erst ganz selten, wie z. B. von Sachs (III pag. 3), Johann Erikson (I pag. 27) und Goebel (IV pag. 477—478) ist die Vermutung ausgesprochen, dafs diese Erscheinung allgemeiner zutreffen könnte.[2])

---

1) So erwähnt Noll (II pag. 194) in seiner Zusammenfassung der ganzen Frage nur, dafs Wurzeln mit Ausnahme der Seitenwurzeln höherer Ordnung geotropisch sind; sonst findet sich nichts weiter aufser einer Bemerkung auf pag. 245, dafs an untergetauchten Wasserpflanzen, wobei vornehmlich an Algen gedacht wird, sich häufig kein Geotropismus nachweisen lasse. Das würde sich ja in diesem Falle auch auf die Wurzeln oder die diese ersetzenden Organe beziehen.

2) Sachs (II) zeigte insbesondere auch, dafs unter geeigneten Versuchsbedingungen ageotropische Wurzeln auch über die Erdoberfläche wachsen können.



Ich will daher alle mir bekannt gewordenen Fälle in dieser Abhandlung aufführen.

Dabei hätten wir zunächst nur solche Wurzeln zu betrachten, bei denen wir annehmen müssen, dafs mit dem Fehlen einer Reaktion auch die entsprechende geringe oder fehlende geotropische Sensibilität Hand in Hand geht, wo also nicht ein stärkerer tropistischer Reiz nur die Reaktion unterdrückt. Natürlich wäre es auch denkbar, dafs trotzdem gewisse Reize eine Rolle spielen, die wir nur vorläufig noch nicht isolieren können. So spricht Pfeffer (I pag. 563 u. 586) andeutungsweise die Vermutung aus, dafs vielleicht Aerotropismus in ähnlichen Fällen im Spiele sein könne. Für diesen freilich ist ja ganz vor kurzem durch Mary Ella Bennett (I) festgestellt worden, dafs er bei den gewöhnlichen Landpflanzen nicht vorkommt und dafs die früher von Molisch (I) als aerotropisch bezeichneten Krümmungen als hydrotropische betrachtet werden müssen. Aber darum dürften doch noch andere unbekannte Reize genug auf die Wurzeln einwirken. Wir sagen vorläufig, das Wachstum solcher sei durch „Autotropismus" bestimmt, also durch einen Reiz, welcher in der inneren Organisation der Pflanze seinen Grund hat. Wohl könnten auch ebenso wie einseitige gewisse diffuse Reize vorhanden sein, die dann Krümmungen erzeugen, welche man als Nastieen bezeichnet, um den Pfeffer'schen Terminus (I pag. 83) zu gebrauchen. Und so haben auch gelegentlich Kerner (I pag. 86 ff.) für Wurzeln eine Hyponastie, Wiesner desgleichen (II pag. 81), und neuerdings [IV][1]) für oberirdische Organe in ausführlicher Begründung Epinastie in der Tat in gröfserem Umfange angenommen. Diese Nastieen könnten, wie Wiesner es will, in innerer Organisation begründet sein, oder auch durch äufsere Reize, und es wäre, wenn sie in der Tat weiter verbreitet wären, immer noch möglich, dafs durch sie nur die geotropische Reaktion unterdrückt, die Perception aber nicht gehindert würde. Streng genommen dürften wir selbst von unseren Wurzeln auch nur sagen, ihre geotropische Reaktion komme uns nur nicht zur Erkenntnis, nicht aber, dafs sie überhaupt fehle. Diese allgemeinen Bedenken mufste ich vorausschicken; es wird genügen, damit jeder einsehe, wie mannigfache unbekannte Faktoren vielleicht noch mitwirken. Es würde eine grofse Anzahl von eigenen Arbeiten erfordern, die sich hier ergebenden Fragestellungen zu verfolgen. Die unsere lautet nur, um

1) In dieser Arbeit setzt sich auch Wiesner mit den älteren Arbeiten von de Vries, Baranetzki etc., die eine Epinastie annahmen, auseinander. Ich kann hier das Thema nur kurz streifen.



es nochmals zu präzisieren: Wie verhält sich der „Statolithenapparat“ überall in den Wurzeln, wo wir eine geotropische Reaktion nicht nachweisen können und zwar sowohl, wenn keine bekannte Ursache dies erklärlich machen kann, als auch, wenn wir bestimmte Reize kennen, die dabei die Sensibilität und Perception nicht weiter herabsetzen?

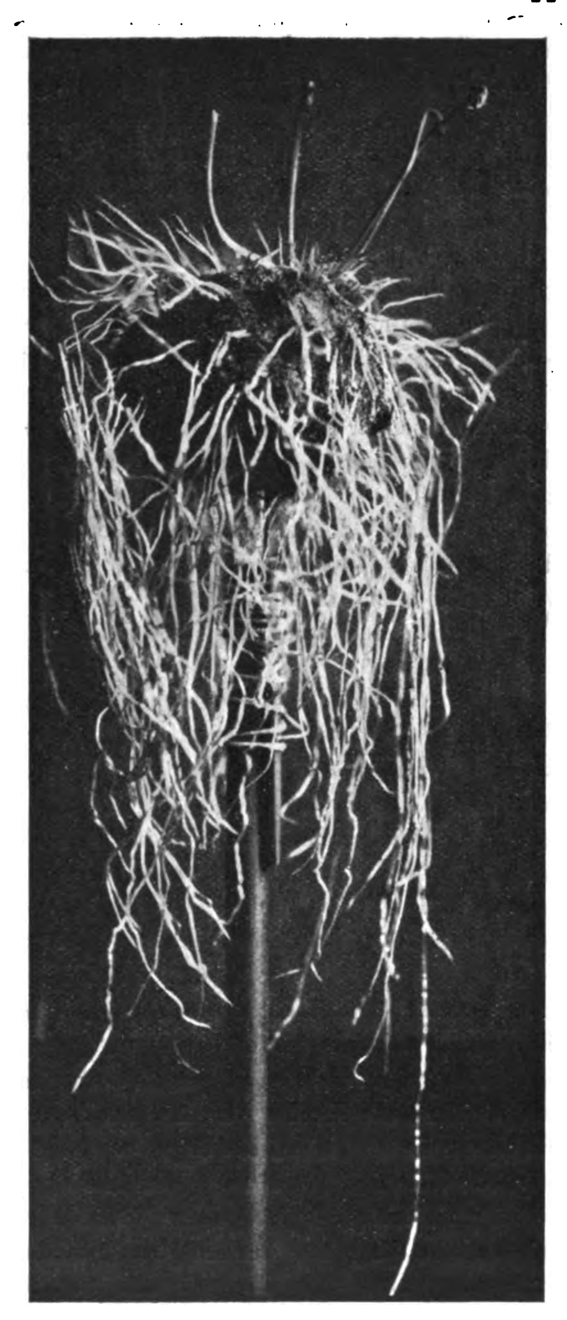


Fig. 2. Leontice Leontopetalum. Habitusbild. Vom oberen Teile der Knolle gehen einige Wurzeln nach aufwärts.

Bei Gelegenheit meiner morphologisch-biologischen Bearbeitung der Berberidaceen (I pag. 668) hatte ich ein ausgezeichnetes Beispiel für nach aufwärts wachsende Erdwurzeln kennen gelernt in Leontice Leontopetalum L., ohne doch mehr als die Vermutung aussprechen zu können, daſs wenigstens zeitweise eine geotropische Reaktionsfähigkeit sicher fehle. Herr Professor Goebel hatte damals vor zwei Jahren schon die Liebenswürdigkeit,

mich im Anschlufs an meine Untersuchungen über diese Pflanze darauf hinzuweisen, von welcher Wichtigkeit sie vielleicht für das ganze Problem der „ageotropischen" Wurzeln wäre. Ich darf daher auch wohl hier noch meinen verbindlichsten Dank dafür sagen, da mittelbar dadurch die vorliegenden Untersuchungen angeregt wurden. Die eben erwähnte kleinasiatische Berberidacee war bereits von Areschoug (I pag. 20) studiert worden, der schon gefunden zu haben glaubte, dafs aus der oberen Hälfte der Stammknolle Wurzeln entspringen, die negativ geotropisch sind und gerade in die Höhe wachsen, „was offenbar den Vorteil hat, dafs die Pflanze auch aus dem die Stammknolle bedeckenden Erdlager Nahrung holen kann". Ohne weiteres erschien mir die Angabe von Areschoug nicht beweisend, dafs hier wirklich negativer Geotropismus vorhanden sei, hatte doch auch Goebel in seiner Organographie (IV pag. 477) betont, dafs bei Erdwurzeln ein solcher mit Sicherheit nirgends nachgewiesen sei, dafs allerdings auch kein Grund vorläge, ihn allen Objekten von vornherein abzusprechen.

Fig. 2 mag uns zunächst ein Bild der Pflanze geben. Wir sehen, dafs wohl die Mehrzahl der Wurzeln deutlich positiv geotropische Reaktion zeigt, also nach abwärts wächst, dafs aber ebenso deutlich die an der oberen Hälfte entspringenden nach beliebigen anderen Richtungen, ja einige fast steil nach aufwärts gehen. Es ist nun bei Ansicht der Photographie[1]) zu bedenken, dafs von den längeren Wurzeln beim Herausnehmen der Pflanze aus der Erde notwendig viele wegen ihrer eigenen Schwere nach unten fallen mufsten. Der Fehler wird aber geringer als man glaubt, denn als ich die Erde mit grofser Vorsicht ganz allmählich von oben nach unten abschüttelte, war leicht zu sehen, dafs alle von den unteren zwei Dritteln der Knolle entsprungenen Wurzeln sicher auch in der Erde nach abwärts gingen.

Um mich über etwaigen Ageotropismus zu vergewissern, liefs ich eine zweite Knolle von Anfang November bis Mitte Januar im Kalthaus in umgekehrter Lage wachsen. Das Resultat zeigt uns Fig. 3. Während die älteren Wurzeln der physikalisch jetzt unteren, wenn auch morphologisch oberen Seite nach unten gewachsen waren, wiesen alle jüngeren der entgegengesetzten Hälfte keine Abwärtskrümmung auf. Sie wuchsen alle geradeaus oder wie wir sagen können, sie folgten ihrem Autotropismus. Sonach sind auch die

1) Ich verdanke die Herstellung aller Photographien meinem lieben Kollegen Professor Glück; auch hier noch will ich dafür aufs herzlichste danken.

normal immer abwärts wachsenden Wurzeln der morphologischen Unterseite zunächst durchaus nicht geotropisch! Wohl aber scheint in allen älteren eine bestimmte fixierte Lage zum Erdmittelpunkt eingenommen zu werden, die aber erst ad hoc nach der zufälligen anfänglichen Orientierung der Pflanze reguliert wird. Bei späterer Lageveränderung waren wenigstens öfters energische Krümmungen zu sehen. Die Schwierigkeit ist dabei nur die, sicher zu wissen, ob diese Bewegungen etwas mit der Lageveränderung zu tun haben oder nicht. Dies exakt zu erweisen, sehe ich leider vorläufig noch keinen gut gangbaren Weg. Denn Leontice will äufserst subtil behandelt werden; die einmal enttopfte Pflanze hört mit der

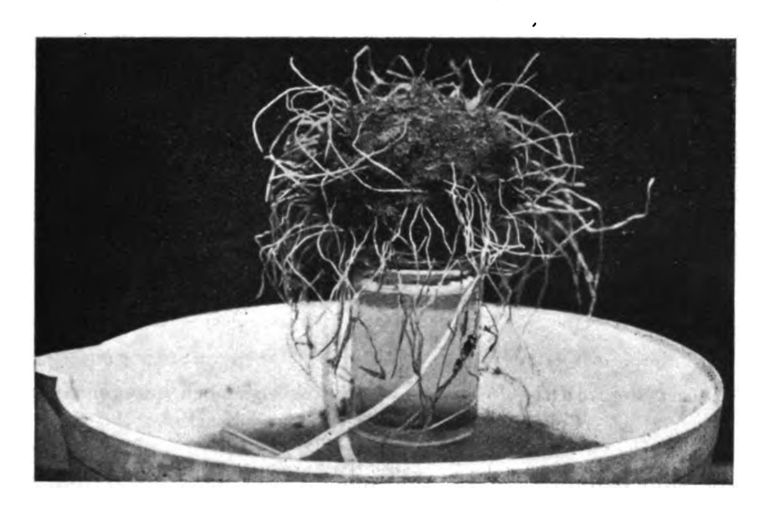


Fig. 3. Leontice Leontopetalum. Knolle in umgekehrter Lage gewachsen; die jungen Wurzeln noch ohne geotropische Krümmung.

Vegetation für das betreffende Jahr sofort auf, um ein ganzes Jahr zu ruhen. Die Wurzeln sterben während dessen ab und neue treten auf. Letztere sind dabei so empfindlich und welken so leicht, dafs es mir undenkbar erscheint, die Knolle während einiger Zeit „normal“ in feuchter Luft zu halten. Aufserdem kann diese bekanntlich nach Sachs die geotropische Reaktion erheblich beeinflussen. Vielleicht würden Kulturen in den Sachs'schen Kästen mit Glasscheiben noch am ersten Erfolge geben.[1])

1) Da vielleicht einige Fachgenossen angeregt werden, mit dieser interessanten Pflanze weiter zu operieren, darf ich wohl ganz kurz auf einige Angaben über ihre Kultivierung hinweisen, die Herr Obergärtner Liebetraut von

Schon bei normaler Lage (siehe Fig. 2) findet man mitunter gewisse Wurzeln, die zunächst horizontal autotrop gewachsen waren und dann plötzlich unter einem „Eigenwinkel" nach unten abbiegen. Es dürfte somit hier das nämliche vorliegen wie bei den vorhin behandelten Nebenwurzeln.

Mit Sicherheit dürfen wir wohl sagen: **Anfangs sind alle Wurzeln nicht geotropisch, später die von der physikalisch unteren Hälfte bestimmt positiv geotropisch, die anderen wachsen wahrscheinlich mit den verschiedensten „Eigenwinkeln".** Ja dieser kann so sehr von der

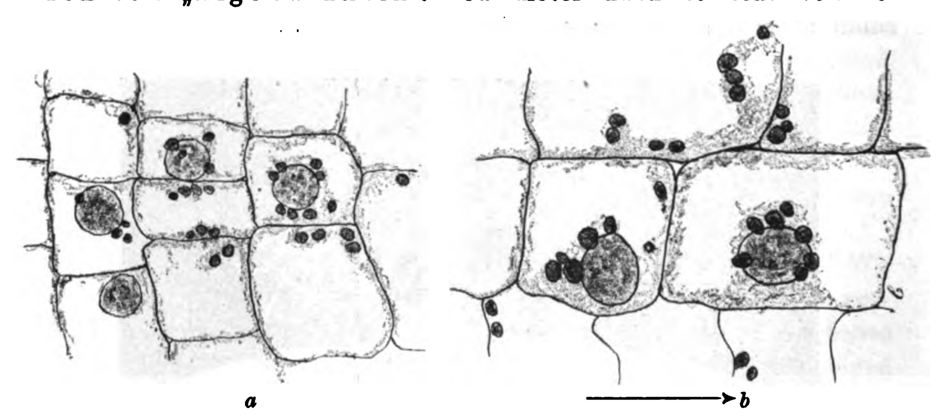


Fig. 4. Leontice Leontopetalum. *a* Stärkekörner noch unregelmäfsig in den Columellazellen. *b* Desgl. vergröfsert.

Richtung zum Erdmittelpunkt abweichen, dafs die betreffende Wurzel „negativ-geotropisch" wird. Wodurch diese eigentümliche „Regulierung" bedingt wird, vermag man zunächst noch nicht einzusehen. Doch ist sie keineswegs sichergestellt; denn es wäre vielleicht auch hier

der Firma Haage & Schmidt mir bei einem Aufenthalte in Erfurt so liebenswürdig war zu geben. Auch so wird man sich, wie ich gleich bemerken möchte, über mangelnden Ärger bei dieser Pflanze nicht zu beklagen haben. Man setzt die Knollen entweder im Herbste ins Kalthaus oder im Frühjahr ins Freie in Töpfe von 16—17 cm Durchmesser, tue zu unterst eine Sandschicht und gebe darauf sandige Lauberde, in die die Knolle zu liegen kommt und zwar so, dafs sie etwa 2 cm von Erde bedeckt ist. Namentlich der Sand ist wichtig, um das Wasser aufzunehmen und das Verfaulen zu hindern, das sehr leicht eintritt. Überhaupt mufs man die Knolle eingedenk ihres Standortes recht trocken halten; auch ein Abspülen der Erde von der Knolle beim Begiefsen sollte stets vermieden werden. Weiterhin ist die Pflanze sehr kälteempfindlich, so dafs man immer lieber im Kalthaus als im Freien mit ihr operieren wird, da sie hier im Frühjahr durch kalte Nächte sehr geschädigt werden kann.

an die von Kerner (I pag. 86 ff.) angenommene Hyponastie, aus ererbter Organisation heraus, zu denken. Gerade für Knollengewächse gibt ja auch er dieselbe an und macht auf die biologische Bedeutung aufmerksam. Doch vermochte ich nie zu sehen, dafs eine Seite stärker wächst als die andere.

Wie verhalten sich nun die anatomischen Daten in der Wurzelhaube von Leontice?

Ich kann vor allem betonen, dafs allen ganz jungen Calyptren die Stärke noch völlig fehlt. Die Zellen sind noch ziemlich arm an Inhaltsstoffen, die Kerne liegen in der Mitte der Zelle. Mit Jod behandelte Schnitte hätten mir unbedingt wenn auch kleine Stärkekörnchen zeigen müssen, besonders da ich aufser frischem Material auch in Flemming[1]) fixiertes untersuchte.

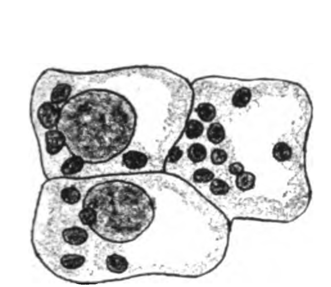
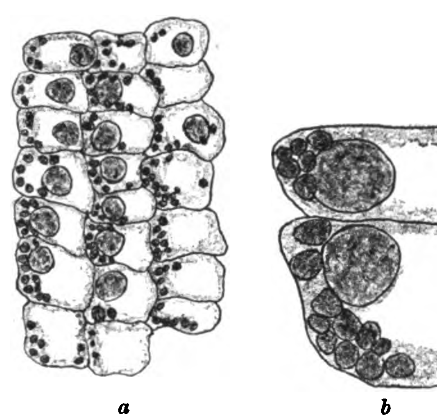


Fig. 5. Leontice Leontopetalum. Stärkekörner im Begriff, sich in den physikalisch unteren Teil der Zelle zu begeben.



a *b*

Fig. 6. Leontice Leontopetalum. *a* Stärkekörner im untersten Teil der Zelle, da die Wurzel horizontal gewachsen war, auf eine Seitenwand gefallen. *b* Desgl. vergröfsert.

In etwas älteren Wurzeln treten dann kleine Amylumkörnchen auf, wohl nicht immer zu gleicher Zeit — denn ich sah mitunter auch noch gröfsere Wurzeln ganz frei von Stärke. Fig. 4 a und b zeigt uns,[2]) wie die Anordnung zunächst noch eine ganz unregelmäfsige in der Zelle ist, meist liegen die Körner um den Kern geballt. Dann

---

1) Ich verdünnte die Flemming'sche Lösung mit dem gleichen Volumen Wasser, um nach Möglichkeit Schrumpfen zu vermeiden.

2) Ein für allemal möchte ich bemerken, dafs auf den Abbildungen die Wurzelspitze nach unten, also wie bei positiv-geotropischen Wurzeln orientiert ist, gleichviel nach welcher Richtung sie in der Natur ging.

hatte ich aber, und das scheint mir von ganz besonderem Interesse zu sein, in manchen Wurzeln Bilder, wo in einigen Zellen eine Wanderung zu dem physikalisch unteren Teil beginnt. Fig. 5 soll uns dies versinnbildlichen. Von den drei Zellen hat die eine noch viele Stärkekörner in der Mitte, während ein Teil schon an die physikalisch untere Plasmahaut anstöfst (die Wurzel war ziemlich horizontal gewachsen); in den Nachbarzellen war der Prozefs dann schon weiter fortgeschritten. Aus derselben Wurzelhaube stammt nämlich auch das Bild in Fig. 6 ab, wo wir richtige Statolithen im Sinne unserer Theorie annehmen können, da alle Stärke in den untersten Teil gefallen ist.

Das letzterwähnte Verhalten zeigte sich mir ausnahmslos in den ältesten Wurzeln, die ich auf die Haube hin untersuchen konnte; denn bei ganz alten war letztere stets abgestorben.

Man ist nun sehr leicht versucht, diese anatomischen Befunde in Beziehung zu den physiologischen zu bringen, weil wir dann ja hier eine sehr schöne Stütze für unsere Theorie hätten. Bei den nach aufwärts wachsenden Wurzeln vermögen wir ja vielleicht nur zu sagen — doch halte ich diese Vorsicht für übertrieben —, dafs eine event. vorhandene Hyponastie die positiv geotropische Reaktion nicht zur Geltung kommen läfst. Wie dem auch sei, die Hauptsache wäre immer die, dafs überhaupt eine geotropische Reaktion da ist, wenn sie sich auch nicht im extremsten Falle als „negativ“ erweisen sollte. Letzteres scheint mir aber immer noch als das Wahrscheinlichste.

Um mit Czapeks Angaben mich auseinander zu setzen, habe ich sowohl die älteren geotropischen als auch die jüngeren noch nicht geotropischen in ammoniakalischer Silberlösung gekocht. Nach mehreren Minuten trat eine Dunkelfärbung ein, und überall waren die Spitzen mehr gefärbt als die höher hinaufliegenden Teile. Ein Unterschied in den Wurzeln konnte von mir hierbei nicht konstatiert werden, ja einmal erschien eine „ageotropische“ dunkler als eine „geotropische“. Zerdrückte ich die weichgekochten Wurzeln dann unter dem Deckglase, sah ich, dafs stets bestimmte dunkler gefärbte Zellenzüge unter heller gefärbten hervortraten. Offenbar würde dies Resultat nicht zu unserer Theorie passen, aber da wir neuerdings wissen, dafs auch andere Reize als der geotropische diese chemischen Umsetzungen veranlassen, kann das Ganze weder für noch gegen unsere Vorstellungen entscheiden.

Eine Plasmaansammlung im Němec'schen Sinne konnte ich nie entdecken.

Außer Leontice Leontopetalum stand mir noch eine Knolle von Leontice Alberti Regel[1]) zur Verfügung, die ich mehrere Monate umgekehrt wachsen ließ (Photographie in Fig. 7). Ein Geotropismus der Wurzeln ist hier auch in den älteren Wurzeln viel weniger ausgeprägt als bei ersterer. Das Wachstum bleibt dabei in einem viel früheren Stadium stehen; die Pflanze trug, als die Photographie von ihr genommen wurde, schon Blüten. Über das Verhalten der Stärkekörner in den Hauben kann ich keine Auskunft geben, da ich — es war ganz zu Anfang meiner Untersuchungen — die Würzelchen alle in gewöhnlicher Flemming'scher Lösung fixiert hatte, ohne sie lebend zu untersuchen, und alles bis zur Unförmlichkeit geschrumpft war.

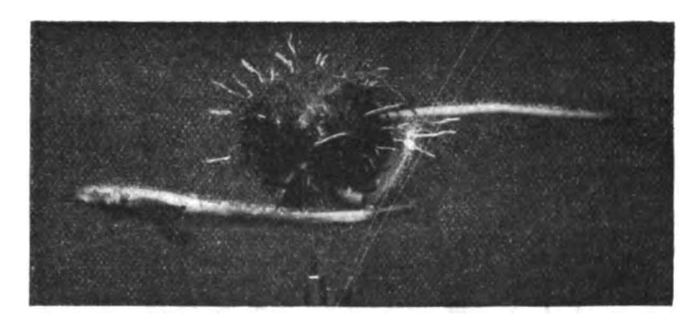


Fig. 7. Leontice Alberti. Habitusbild einer umgekehrt gewachsenen Knolle.

Ein zweites Objekt, das für die Statolithentheorie von Wert ist wegen seiner ageotropischen Wurzeln, ist Arum maculatum L. Auch hier sind aus der Unterseite der Knolle zahlreiche dicke Wurzeln hervorgesproßt, wie dies schon Areschoug (I pag. 32) angibt, die vorzugsweise „dazu dienen, die Pflanze in der Erde festzuhalten". Die von der oberen Seite ausgehenden sollen wieder negativ geotropisch sein, dagegen wachsen die Wurzeln, welche sich den Rändern der oberen Seite der Knolle näher befinden, nach abwärts. Und Rimbach (I) führt dann weiter aus, daß beide Arten ziemlich scharf geschieden sind, die abwärts wachsenden verhältnismäßig dick und contractil, die übrigen dünn und nicht contractil ausgebildet.[2]) Im

1) Die Abbildung der Pflanze in der Gartenflora Taf. 1057 (Regel I) zeigt Wurzeln nur auf der unteren Seite. Ich lasse dahingestellt, ob die Knolle zur Blütezeit wirklich zuweilen so aussehen kann oder ob wir hier nur eine ungenaue Schematisierung haben.

2) Siehe auch schon die Abbildungen bei Irmisch (I Taf. X Fig. 34) und bei Rina Scott und Ethel Sargent (I Taf. XXV). Bei beiden finden sich aber im Texte keine näheren Angaben.

Gegensatz zu Leontice ist hier also äufserlich ein Unterschied in der Dicke der Wurzeln vorhanden. Alle nach unten wachsenden, und das war in den von mir gesehenen Fällen stets die grofse Mehrzahl, wiesen in ihrer Wurzelspitze einen deutlichen Statolithenapparat auf, mitunter nur waren die Stärkekörner auch noch aufserdem in der Mitte um den Kern herum unregelmäfsig gelagert (s. Fig. 8). In allen nach oben oder schräg nach aufwärts gehenden sah ich überhaupt nie ein einziges Stärkekorn, trotzdem ich frische und

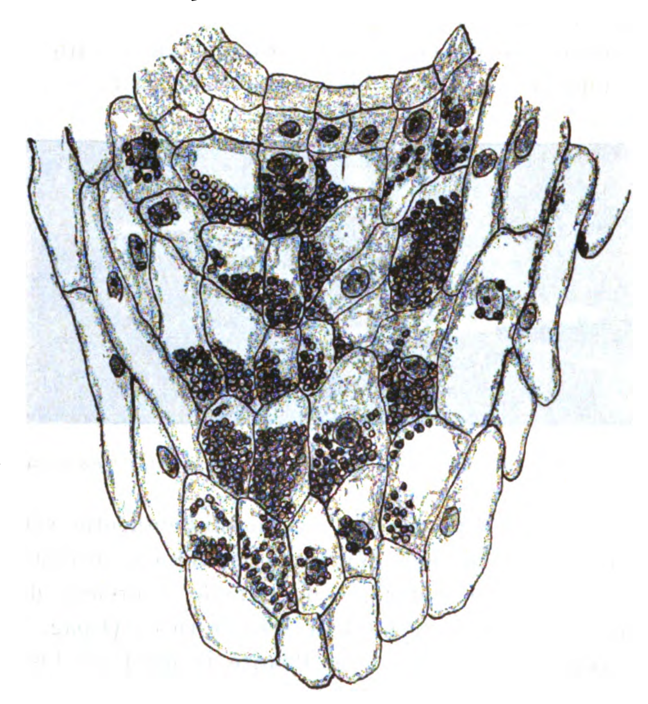


Fig. 8. Arum maculatum. Geotropisch reagierende Wurzel mit Statolithen in der Haube.

Mikrotompräparate [1]) genau durchmusterte. Der Unterschied ist auffallend genug (Fig. 9) und, da Arum eine weitverbreitete Pflanze ist, auch von jedem leicht nachzuuntersuchen. Aber auch von den nach unten (unter beliebigem Winkel) verlaufenden Wurzeln fanden sich einige ohne alle Stärke; es waren dies dünnere als die übrigen. Ich vermutete, dafs diese auch ageotropisch sind, und bei Umkehrver-

1) Bei diesen mufs man mitunter eine ganz leichte Quellung mit Ammoniak vornehmen, damit die etwa vorhandenen Stärkekörner, die durch das Einbettungsverfahren ganz entwässert sind, sich mit Jod blau färben können.

suchen sah ich dann auch, dafs alle diese dünnen, nicht contractilen Würzelchen keine Reaktion auf die Lageveränderung ausführten. Dagegen machten die anderen Wurzeln eine geotropische Krümmung, wenn auch oft nicht sonderlich energisch: sie näherten sich in etwa 10 Tagen alle mehr der Horizontalen. Vermutlich wäre bei längerer Dauer des Versuches der Geotropismus noch schärfer aufgetreten. Wir dürfen eben nicht vergessen, dafs die meisten Wurzeln unter einem „Eigenwinkel" wachsen und die geotropische Reizbarkeit etwa so ausgebildet ist, wie bei vielen Nebenwurzeln erster Ordnung.

Bei Arum war nun der Unterschied im Verhalten der Wurzelhauben der beiden zu vergleichenden Wurzelarten auffälliger als bei

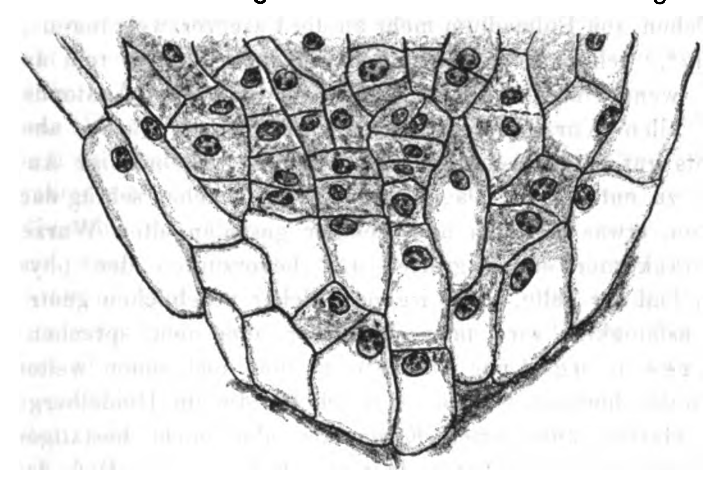


Fig. 9. Arum maculatum. Ageotropische Wurzel ohne Stärkekörner in der Haube.

Leontice. Es erscheint mir kaum möglich, hier anzunehmen, dafs das Vorhandensein oder Fehlen von Statolithen nicht mit der geotropischen Perception zusammenhängen sollte.

So ausgesprochen nach aufwärts gehende Wurzeln wie bei Arum fand ich bei anderen Knollenpflanzen nicht; sehr wahrscheinlich werden aber solche noch gelegentlich bekannt werden. Wir dürfen mit diesen aber nicht die Fälle verwechseln, in denen Knolle, Rhizom oder Zwiebel durch Zugwirkungen tiefer in den Boden gebracht wird und die jüngeren Wurzeln mit ihren Basen dann tiefer liegen als mit ihren Spitzen. Dies kommt nach Rimbach (II pag. 23) besonders gut z. B. bei Phyteuma spicatum L. vor; ich selbst sah es zuweilen bei dem in den Wäldern bei Heidelberg häufigen Allium ursimum L.

Auch Arum hat ja allerdings contractile Wurzeln; hier werden aber von vornherein einige nach oben wachsende nicht contractile gebildet. Irmisch (I) in seiner ausgezeichneten Monographie erwähnt die ganze Frage noch gar nicht.

Nun liegen noch eine Reihe weiterer Angaben vor, dafs anscheinend ageotropische oder auch, wie manche wollen, negativ geotopische Erdwurzeln vorhanden sind. Ich denke da an das von Areschoug (I pag. 20) und von mir (I pag. 651) beschriebene Epimedium alpinum L. und habe auch schon seinerzeit hervorgehoben, dafs hier bestimmte Wurzeln bei Lageveränderung nicht geotropisch reizbar sind. Sie sind aber nicht entfernt so instruktiv wie die von Arum oder Leontice; auch in ihrem Habitus erinnern die genannten Würzelchen von Epimedium mehr an die Faserverzweigungen „höherer Ordnung". Ich hatte jedesmal den Eindruck, dafs es rein auf Zufall beruht, wenn einige auch nach aufwärts wachsen. Anatomisch fand sich in allen Wurzelhauben äufserst feinkörnige Stärke, aber durch Jod stets gut nachweisbar.[1]) Irgend welche regelmäfsige Anordnung war nie zu entdecken. Dagegen waren in manchen schräg nach unten laufenden, etwas dickeren und weniger geschlängelten Wurzeln auch die Stärkekörner etwas gröfser und bevorzugten den physikalisch unteren Teil der Zelle. Von irgend welcher erheblichen geotropischen Reaktionsfähigkeit wird man auch hier aber nicht sprechen dürfen.

Areschoug (I pag. 19—20) erwähnt noch einen weiteren Fall bei Eranthis hiemalis Salisb., den ich für die im Heidelberger botanischen Garten kultivierten Exemplare aber nicht bestätigen kann. Standortsunterschiede dürften da mafsgebend sein.[2]) Dafs das Ganze auf eine intensivere Ausnützung des Bodens hinausläuft, und dafs nicht überall die gleichen Bedürfnisse hierfür vorliegen, ist zweifellos.[3]) Auch ist es wohl hier für die Pflanze belanglos, ob „primäre" oder „sekundäre" Wurzeln ihre geotropische Sensibilität nicht ausgebildet haben. So bemerkte ich z. B. bei Hepatica triloba Gil., die zwar im Rheingebiet bei uns nicht vorkommt, die ich aber im letzten Frühjahre vielfach auf Kalkboden in den Wäldern bei Nancy zu beobachten

---

1) Wo ich es nicht ausdrücklich angebe, habe ich immer frisches Material, nicht noch dazu fixiertes, studiert. Ersteres war meist wesentlich besser zu gebrauchen.

2) Ich werde infolgedessen überall, wo ich Pflanzen nicht aus dem botanischen Garten studierte, Fundort und Bodenbeschaffenheit kurz angeben.

3) Ob aber mit dem Ausdruck von Morren (I pag. 860) „Trophotropismus" viel erreicht ist, erscheint mir zweifelhaft.

Gelegenheit hatte, dafs an ihren natürlichen Standorten im Freien (der Boden war ziemlich lehmig) von einer primären geotropisch reagierenden Adventivwurzel der Rhizome mitunter so dicht an der Basis eine Sekundärwurzel entsprofs, dafs ich sie auf den ersten Blick auch für „primär" hielt. Ich sah sie zwei Male gerade senkrecht nach oben gehen, und es war wirklich wohl für die Pflanze nur „zufällig", dafs es keine Primärwurzel war.

Gerade die Rhizome zeigen die Erscheinung von ageotropischen Wurzeln ziemlich häufig. Johan Erikson (I pag. 27) fand solche, die wie feine Faserwurzeln aussahen, bei Paris quadrifolius L., Cladium Mariseus R. Br., Carex tomentosa L. und C. disticha Huds., sowie bei einigen später zu besprechenden Sandpflanzen. Desgleichen bemerkte Freidenfeldt (I) das Nämliche, wie aus seinen Abbildungen hervorgeht — im Text erwähnt er es nicht — bei Anemone nemorosa L. (Fig. 4) und Urtica dioica L. (Fig. 19). Aufserdem ging auch bei Datisca (Fig. 2) ein Seitenzweig einer Pfahlwurzel direkt aufwärts.

Auch im übrigen kann ich noch einige mehr gelegentliche Literaturangaben aufführen, die beweisen, dafs solche ageotropische „primäre" Wurzeln verbreiteter sind als man gemeinhin denkt; so ist es häufig bei einigen Kakteen. Schumann (I) gibt es für Rhipsalis Saglionis Otto, Cereus Maynardii (Aut?) und Cereus triangularis Mill. an, die in sehr feste Erde gepflanzt waren. Und eine ältere Notiz von Clos (I pag. 176—177) besagt, dafs die Adventivwurzeln von Cereus spinulosus DC. stets in einer Richtung senkrecht auf die Achse des Organes wachsen und diese nach Umlegen des Stengels auch beibehalten wird. Bei horizontalen Sprossen wachsen daher gewisse Wurzeln senkrecht nach oben. Von Interesse ist, dafs es sich dabei hier um solche handelt, die oft eine Länge von 10—12 cm haben; allerdings bleiben auch einige kurz.

Arloing (I pag. 33) schliefslich sah ähnliches bei Rhipsalis crispata Pfeiff. und Epiphyllum truncatum Haw.

Ebenso beweisen mir einige Angaben von Kny (I), Vöchting (I pag. 24) und eigene Versuche, dafs ageotropische Wurzeln bei horizontal oder schräg gelegten Stecklingen von Salix und Populus existieren. Nach Vöchting sind ja bei diesen Pflanzen in der Rinde der Zweige auf beiden Seiten der Achselsprosse in geringer, doch wechselnder Entfernung Wurzelanlagen stets vorhanden, die dann beim Einsetzen in Erde austreiben. Kny hatte mit Salix daphnoides Vill., Vöchting vornehmlich mit S. viminalis L., ich mit S. arbuscula L., Kny und ich aufserdem mit Populus balsamifera L. operiert.

Ich kann die älteren Angaben nur bestätigen, dafs nämlich nur ein kleiner Teil der austreibenden Wurzeln nach unten ging, weitaus die meisten dagegen horizontal oder schräg nach oben, ja einige senkrecht aufwärts. Vöchting hatte (I pag. 177—178) sogar gefunden, dafs die Wurzeln, sofern nur die Feuchtigkeit der Luft grofs genug ist, auf kurze Strecke geradlinig in die Luft wachsen können, also das nämliche, das Sachs auch für seine Wurzeln „höherer Ordnung" bemerkte. Niemals allerdings beobachtete Vöchting einen Fall, in dem Wurzeln nur auf der Oberseite gestanden wären. Fig. 10 zeigt uns die Photographie von einem Salix-Zweige, der schräg in der Erde gesteckt und erst eine grofse Adventivwurzel getrieben hatte, die dem Einflufs der Schwerkraft gerade entgegen gewachsen war. Aufserdem waren noch einige erst ganz winzige Würzelchen an der entgegengesetzten Seite zu bemerken. In den jungen nach abwärts gehenden Wurzeln war stets eine sehr ausgeprägte Columella zu finden und

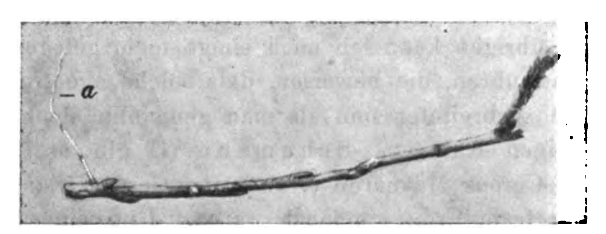


Fig. 10. Salix arbuscula. Photographie eines Zweiges, der schräg in der Erde gesteckt und (aufser einigen ganz kleinen nach abwärts gehenden Würzelchen) eine grofse nach aufwärts gerichtete Wurzel hatte austreiben lassen.

Statolithen deutlich ausgebildet, während in den aufwärts oder horizontal wachsenden, zuweilen — und das erinnert an Arum — noch kein einziges Stärkekorn in der Wurzelhaube ist. In 5 μ dicken Mikrotompräparaten waren vielmehr die Zellen ganz klar und besafsen nur feinkörniges Plasma und einen verschieden gelagerten Kern. In anderen Wurzeln wieder — und das wäre etwa wie bei Epimedium — enthielt die Columella winzige, feinkörnige, willkürlich in der Zelle verteilte Stärkekörnchen.

Häufig mögen wohl solche ageotropische Wurzeln aus irgendwelchen unbekannten Gründen gegen die Regel ausgebildet werden. So ist es von Zea Mays L. bekannt, dafs er etwas über der Erdoberfläche „Stützwurzeln" aus dem Stamme hervorbrechen lassen kann (Rimbach II pag. 20). Diese gehen normal schräg abwärts in den Boden. Als Ausnahme sah ich einmal, wie Fig. 11 es zeigt, dieselben

ganz unregelmäfsig nach allen Seiten gewachsen. Von den vier Wurzeln gelang es mir bei zweien gute Haubenpräparate zu erhalten. Jegliche Stärke fehlte! Also auch hier findet sich das nämliche, wie wir es zuweilen oben bei Salix sahen.

Nun bleibt nur eine Gruppe von Pflanzen noch zu besprechen übrig, für die man noch aufwärts wachsende Wurzeln nachgewiesen hat: das sind gewisse Sandpflanzen. Johan Erikson (I pag. 26 ff.) beschrieb es als erster bei Carex arenaria L. Schon Buchenau und Warming hatten entdeckt, dafs diese Pflanze zwei Arten von Wurzeln habe, aber noch nicht auf das geotropische Verhalten der beiden aufmerksam gemacht. Die einen sind „kraftiga, tjocka, ogrenade eller föga förgrenade rötter, hvilka tränga till ett betydligt djup ner i jorden" („Fäströtter" oder Warmings „Sikkerhedsrødder"), die anderen „fina vanligen rikt förgrenade bildningar" („sugrötter"), welche „växa ut vinkelrätt från rizomet i alla riktningar vertikalt nedåt eller uppåt, rakt åt sidorna, snedt uppåt eller nedåt". Eine Photographie von ihnen findet sich bei Freidenfeldt (I Taf. XVI Fig. 5).

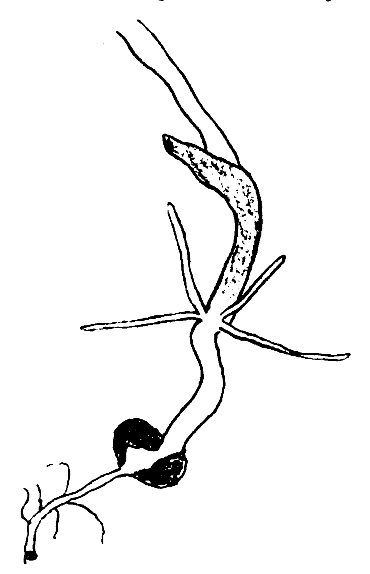


Fig. 11. Zea Mays. „Stützwurzeln" ausnahmsweise nicht nach unten gerichtet.

Ähnlich, wenn auch nicht so ausgeprägt, fand Erikson die Sachlage bei Carex hirta L. und Juncus balticus Willd., nach geprefsten Exemplaren zu urteilen auch bei Carex obtusata Lilj. Überall glaubt der Autor einen negativen Geotropismus annehmen zu sollen.

Diese Funde von Johan Erikson dürfen uns nun aber nicht zu der Annahme verleiten, dafs gerade die Sandpflanzen vornehmlich solche Wurzeln hätten. Wir haben ja schon bei einer Reihe anderer das nämliche gesehen und weiterhin ist bei den meisten Pflanzen, die auf reinem Sande gewachsen waren, durchaus nicht die Erscheinung ageotropischer Wurzeln vorhanden. Ich habe solche sowohl am Meeresstrande (bei Nynäshamn in Schweden) als auch im Binnenlande (bei Saarbrücken und namentlich bei Friedrichsfeld in der Nähe von Heidelberg) daraufhin untersucht. Unter anderen waren es: Jurinea cyanoides Rchb., Gnaphalium dioicum L.,

Sedum acre L., Euphorbia cyparissias L., Oenothera biennis L., Taraxacum officinale Web., Cerastium triviale Lk., Alyssum montanum L.

Allein bei einer Poa spec. [wahrscheinlich Poa pratensis L.][1]) von Saarbrücken (Fig. 12) und bei Festuca ovina L. von Friedrichsfeld schien etwas ähnliches wie bei den übrigen Pflanzen mit ageotropischen Wurzeln vorhanden zu sein. Auffallend war aber, dafs

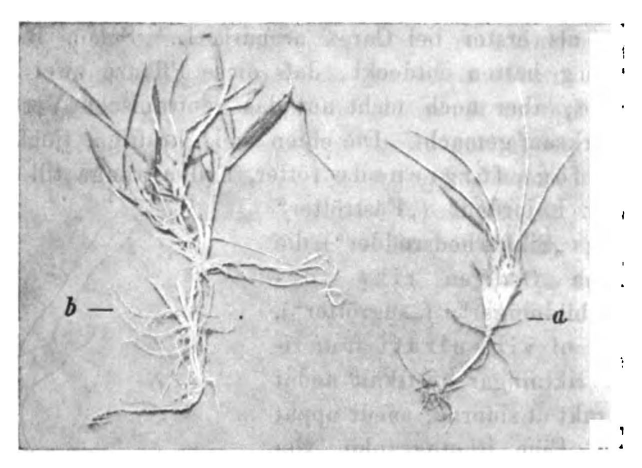


Fig. 12. Poa spec. (wahrscheinlich P. pratensis) von Saarbrücken. Habitusbild von zwei Pflänzchen; bei *a* eine junge Wurzel nach oben gewachsen, bei *b* auch noch eine wenig ältere mit den Spitzen nach aufwärts gerichtet.

nur ganz junge Wurzeln (a) nach aufwärts gingen, seltener auch noch etwas ältere (b); häufig dagegen konnte man bei ein wenig älteren beobachten, wie sie anfangs schräg nach oben gewachsen waren, um dann nach unten umzubiegen. Alte gröfsere Wurzeln gingen nie mehr nach aufwärts.

Wie stimmen nun hier die anatomischen Befunde zu diesem „Ageotropismus"? In allen jungen Würzelchen, selbst wenn sie erst 1 cm lang waren, zeigten sich schon in der Haube reichlich Stärke-

1) Da an den betreffenden Pflanzen keine Reste von vorjährigen Sprossen vorhanden waren und ich die Exemplare im April 1904 untersuchte, ist die genaue Speziesangabe nicht möglich. Herr Professor Hackel hatte die grofse Liebenswürdigkeit, die Poa zur Bestimmung zu übernehmen und konnte sie nur mit gewisser Wahrscheinlichkeit als P. pratensis bezeichnen. Der sonst so charakteristische Bau der Blattscheiden war hier nämlich nicht vorhanden, während alles übrige stimmte. Da eine solche Variabilität selbst einem so ausgezeichneten Gramineenkenner, wie Professor Hackel es ist, nicht bekannt war, so hat der Fund auch ein gewisses floristisches Interesse. (Saarbrücken. Weg nach Ehrenthal ungefähr an den letzten Häusern der Stadt links vom Wege auf Sand.)

körner; doch waren diese meist noch unregelmäfsig um den Kern gelagert, wie wir dies nun schon so oft fanden. In den älteren 3—4 cm langen Wurzeln waren dann die Stärkekörner in der Columella entweder alle in die physikalisch untere Hälfte gefallen, oder doch wenigstens zum gröfsten Teile; während sie in den äufsersten Haubenschichten unregelmäfsig geblieben waren.

Aus diesem Verhalten darf wohl gefolgert werden, dafs bei den untersuchten Poa und Festuca zuweilen sich zunächst noch Autotropismus geltend macht, später dagegen der positive Geotropismus den ersteren Reiz überwindet. Die anfangs scheinbar „ageotropischen" Wurzeln dürfen also nicht in dieselbe Kategorie gerechnet werden wie die von Arum oder Leontice.

Da also auch diese beiden Gramineen aus der Reihe der „Sandpflanzen" mit „negativ geotropischen" Wurzeln ausscheiden, bleiben bestenfalls nur die von Johan Erikson aufgedeckten. Und wir können schon daraus sehen, dafs die uns interessierende Erscheinung im Sandboden nicht häufiger vorkommt als anderswo auch. Erikson führt noch ein Zitat aus Volkens (I) an, dafs nämlich bei den Wüstenpflanzen Diplotaxis nana Boiss. und Euphorbia cornuta Pers. besondere oberirdisch verlaufende Wurzeln existieren, die geeignet sind, auch geringe Taumengen zu verwerten. Ich will ja nicht bestreiten, dafs diese von ihnen ausgenutzt werden, aber solche horizontal oder auch schräg aufwärts gehende Wurzeln am Wurzelhalse haben wir bekanntlich recht häufig, ich erinnere nur an die schon erwähnte Vicia Faba.

Es ist mir leider nicht gelungen, Material von Carex arenaria zu bekommen, die bei uns in Süddeutschland nicht vorkommt. Nach der Beschreibung und vor allem der Angabe der reichen Verästelung der oberen Wurzeln erscheint es mir sicher, dafs es sich hier auch nicht um negativen Geotropismus wie event. bei Leontice handelt, sondern vielmehr um gar keine geotropische Reaktionsfähigkeit wie bei vielen anderen.[1])

Wir haben jetzt eine Reihe von Wurzeln kennen gelernt, die für unsere Frage von Interesse waren. Stellen wir die Resultate übersichtlich zusammen, so können wir etwa sagen:

a) Wurzeln dauernd ageotropisch:

I. Typus Arum: Wurzeln aufwärtsgehend; Stärkekörner in der Haube fehlend.

II. Typus Salix (als Ausnahme auch bei Zea): Wurzeln aufwärtsgehend oder schräg verlaufend; Stärkekörner in der Haube fehlend oder wenige unregelmäfsig verteilt.

1) S. Zusatz bei der Korrektur auf pag. 68.

III. Typus Epimedium: Wurzeln unregelmäfsig nach allen Seiten; Stärkekörner in der Haube reichlich vorhanden, unregelmäfsig verteilt.

b) Wurzeln zeitweise ageotropisch:

IV. Typus Festuca-Poa: Wurzeln anfangs viele anscheinend autotrop, dabei einige auch direkt nach aufwärts, später alle abwärts positiv geotropisch; Stärkekörner in der Haube anfangs ziemlich unregelmäfsig verteilt, später regelmäfsig gelagert, als Statolithen fungierend.

V. Typus Leontice: Wurzeln anfangs anscheinend autotrop, die von der oberen Seite der Knolle nach aufwärts gehend, später dieselbe Lage behaltend, aber anscheinend mit „geotropischem Eigenwinkel" wachsend; Stärkekörner in der Haube anfangs keine, dann wenige unregelmäfsig verteilt, später regelmäfsig im unteren Teil der Zellen mit Statolithenfunktion.

Bei Typus V ist das also die „normale" Lage, was bei Typus IV nur Zwangslage war, die hier bald durch den stärker wirkenden, positiv geotropischen Reiz aufgegeben wird. Für sie gilt das Pfeffer'sche Wort (I pag. 597): „Autotropistische Reizung wird vermutlich auf eine gewisse, in einzelnen Fällen aber wohl auf ansehnlichere Distanz fortgeleitet werden. Auf einer solchen dirigierenden Fernwirkung dürfte es wohl zum Teil beruhen, dafs z. B. die soeben hervortretenden Seitenäste und die Seitenwurzeln zunächst annähernd die Eigenrichtung einhalten, mit der zunehmenden Verlängerung aber durch den geotropischen Reiz mehr und mehr abgelenkt und in die geotropische Gleichgewichtslage übergeführt werden."

Nur von Typus I—III können wir unter dem oben angegebenen Vorbehalt sagen, dafs sie wirklich stets „ageotrop" sind.

Wir könnten bei längerem Suchen wohl noch mehr Beispiele für unsere Typen beibringen, die aber kaum etwas prinzipiell Neues bieten würden. Nur gewisse Erdorchideen verdienen noch eine eingehendere Schilderung. Aus Zweckmäfsigkeitsgründen möchte ich dieselben aber erst nach Besprechung der Orchideenluftwurzeln behandeln.

Von gewissem Interesse ist eine Notiz von Russow (I), die ich in vollem Umfang hersetzen möchte, weil sie in einer schwer zugänglichen Zeitschrift publiziert ist, und die uns zeigen soll, dafs selbst bei Bäumen unter Umständen merkwürdige, nach oben wachsende Wurzeln zu finden sind.

„Das vermoderte Holz zweier am 29. Juni 1880 auf dem Höfchen Schwarzenbäck bei Reval durch einen Wirbelsturm in einer Höhe von 8—9 Fufs über dem Boden abgebrochener, etwa 80—100jähriger Birkenstämme (Betula alba L.) zeigte sich von einem frischen Wurzelgeflecht nach allen Richtungen durchsetzt. Eine nähere Untersuchung ergab, dafs (bei dem einen Exemplar) von der inneren Wand des hohlen Stammes und zwar von einer äufserlich kaum wahrnehmbaren Überwallungsstelle aus in der Höhe von etwa vier Fufs über dem Boden eine Wurzel von Armesdicke entsprang, die in der Höhlung des Stammes senkrecht herabwachsend sich mehrfach verästelte; an einem der Hauptäste entsprang etwa einen Fufs über dem Erdboden eine ungefähr fingerdicke Nebenwurzel, die 4—5 Fufs senkrecht hinaufgewachsen war. Ferner wurde eine fingerdicke Wurzel gefunden, welche in geringer Entfernung von der erstgenannten dicken Wurzel aus der Überwallungsfläche entsprang und senkrecht nach oben, vier Fufs lang, gewachsen war. Es verdient hervorgehoben zu werden, dafs der Untergrund der Wiese, auf welchem die Birken standen, aus reinem Sande besteht; hierin haben wir wohl die Ursache dieser Erscheinung von Selbstparasitismus oder Autophagie zu suchen wie der Eigentümlichkeit, dafs ein Teil der Wurzeln, der normalen Richtung der Wurzeln entgegen, senkrecht nach oben gewachsen war; wenigstens gilt das von der letzterwähnten fingerdicken Wurzel; denn da diese sich nur an der Überwallungsstelle bilden konnte, über letztere hinaus aber der Stamm noch 4—5 Fufs hohl und mit Moder erfüllt war, so konnte letzterer nur durch eine zenitwärts wachsende Wurzel ausgenutzt werden."

Was diese letztere Ausnützungstheorie anlangt, so kann ich mich nur damit einverstanden erklären. Ob aber der sandige Untergrund von so grofser Bedeutung war, erscheint mir fraglich. Denn wir haben ja bei Salix, Tilia, Taxus u. a. allenthalben die Erscheinung, dafs sich in hohlen Stämmen zum Zwecke des „Selbstparasitismus" Adventivwurzeln bilden, gleichgiltig wie der Boden ist, auf dem die Bäume stehen.

Der Fall von Betula könnte uns nun leicht zu Pflanzen herüberleiten, die bestimmte Organe für eine solche Selbstausnützung geschaffen haben, wie so viele Epiphyten, von denen ich hier nur auf die Kannen von Dischidia Rafflesiana Wall. hinweisen will. Die Adventivwurzeln wachsen hier ja auch in beliebiger Richtung hinein (Treub I pag. 31).

Aber man braucht nicht so extreme Beispiele zu wählen, die wir besser bei Besprechung der Epiphytenwurzeln berühren. Auch ganz „gewöhnliche" terrestrische Pflanzen zeigen zuweilen einen Selbstparasitismus.

Dafs adventive Wurzeln bei einer Anzahl Pflanzen im Stengel verlaufen, kommt nach den Beobachtungen von Jørgensen (I) häufiger vor. Namentlich die Bromeliaceen bieten dafür gute Beispiele. Die Wurzeln sind hier sicher nicht geotropisch empfindlich, denn „alle

sind mehr oder minder unregelmäfsig gedreht; einzelne gehen horizontal, andere nach aufwärts, sogar in fast senkrechter Linie, andere abwärts in mehr oder weniger schiefer Richtung". Und noch weiter geht diese Art „Parasitismus" bei einer Musa-Art, bei der sogar verzweigte Wurzeln innerhalb des Rhizoms wucherten. Ebenso finden wir innerhalb des hypocotylen Stengelgliedes von Asphodelus tenuifolius Cav. ein Büschel von Wurzeln. Nach den Funden von Arloing (I pag. 42) kommt etwas ähnliches bei gewissen Kakteen vor. „Nous fûmes vivement frappé la première fois que nous vîmes les racines se ramifier dans le parenchyme cortical, comme elles le feraient dans le sol. Il nous a paru qu'en se ramifiant ainsi ces racines allaient à la recherche d'une issue."

Alle diese merkwürdigen Fälle, in denen nach den Beschreibungen die Wurzeln sicher ageotropisch zu sein scheinen, führen uns zu den wirklich „parasitischen Pflanzen" über.

Dafs diese eine starke Reduktion des Wurzelapparates und Hand in Hand damit gehend auch eine solche der geotropischen Sensibilität zeigen, ist ohne weiteres einleuchtend. Erinnern doch die Balanophoreen und Verwandte stark an parasitische Pilze und von ihnen haben wir alle möglichen Übergänge zu solchen, die in älteren oberirdischen Teilen ganz „normal" geotropisch reagieren, wie die Rhinanthaceen, in ihrem Wurzelsystem aber noch eine mehr oder minder grofse Schwächung der Empfindlichkeit auf Schwerkraftsreize zeigen. Es scheint mir nicht zufällig zu sein, dafs gerade die Haube es ist, die häufig bei Parasiten nicht mehr ausgebildet wird, da wir nach unserer Theorie hier das den geotropischen Reiz percipierende Organ haben. So gibt es Ludwig Koch in seinen schönen Untersuchungen (I, II) für Cuscuta und die Orobanchen an. Bei der ersteren von den beiden bleibt die Wurzel überhaupt ja nur zwei Tage am Leben und stirbt dann ab.

Die Saprophyten schliefsen sich eng an gewisse Parasiten in dieser Hinsicht an. So haben ja Pflanzen vom Typus der Monotropa eine ungemein rudimentäre Haube (Kamieński I sp. 454 ff.), die selbst nur einschichtig sein kann, und bei anderen wie Coralliorrhiza und Epipogon ist vollständig die Wurzelbildung unterdrückt.

Interessanter für uns werden nun aber die Fälle sein, wo noch normal gebaute Wurzeln vorkommen, wie z. B. bei den Piroleen. Němec (IV pag. 119) hat Pirola rotundifolia L. untersucht und gefunden, dafs ein Geotropismus hier nicht mehr ausgeprägt ist und dementsprechend auch in der Haube bewegliche Stärke fehlt. Ich

selbst studierte genauer die in der Rheinebene bei Schwetzingen, Walldorf etc. in sandigen Kiefernwäldern häufige Pirola chlorantha Swartz. Von den langen, ziemlich oberflächlich kriechenden, glänzend weifsen Ausläufern gehen spärliche Wurzeln ab, die nach verschiedenen Richtungen orientiert sind, nur sah ich trotz des sandigen Bodens keine direkt nach aufwärts gewachsenen. Einige Würzelchen waren ziemlich straff, mit der Spitze nach abwärts gerichtet, andere mehr geschlängelt und unregelmäfsig gekrümmt. In ihrem Habitus erinnerte das Wurzelsystem etwas an das vorher besprochene vom „Typus Epimedium". Die Haube war ganz mit feinkörniger Stärke erfüllt, Statolithen fehlten in allen Wurzeln, auch in den abwärts gehenden.

Wie Pirola konnte ich auch die gleichfalls zu den Pirolaceen gehörende Chimophila umbellata Nutt. von der nämlichen Lokalität untersuchen. Die Würzelchen sind hier noch bedeutend feiner als bei voriger; Statolithen fehlten überall vollkommen.

Schon Němec (IV pag. 119) hat gewisse Umwandlungen der Wurzeln studiert, die dadurch ihren eigentlichen Wurzelcharakter ganz verloren haben, so die Bakterienknöllchen der Leguminosen und die von Reinke 1873 zum ersten Male genauer beschriebenen eigenartigen Auswüchse der Cycadeenwurzeln (zusammenfassende Darstel-

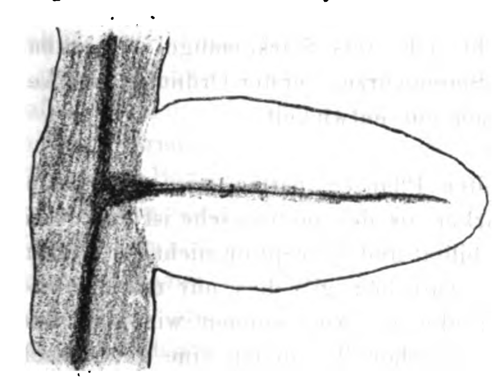


Fig. 13. Aesculus Hippocastanum. Haubenlose Kurzwurzel; in der Mitte nur ein Gefäfsbündelstrang angedeutet.

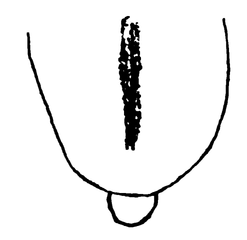


Fig. 14. Aesculus Hippocastanum. Kurzwurzel mit Ansatz zu einer nachträglichen Haubenbildung.

lung siehe bei Goebel IV pag. 483, eine neuere genaue anatomische Beschreibung bei H. W. Pearson I pag. 480—482), die Němec an Ceratozamia robusta Miqu. (= C. mexicana Brongn.) und C. fuscata (Aut?) untersuchte. In beiden Fällen sah er keine Statolithen, während

z. B. in den Hauben normaler Triebwurzeln an genannten Cycadeen Stärke in Statolithenform reichlich vorhanden war. Stärke fehlt auch den warzenförmigen, wohl nicht geotropischen Gebilden an den Wurzeln von Podocarpus chinensis Sweet (= P. macrophylla D. Don).

Von Interesse schienen mir die in diese Kategorie zu rechnenden haubenlosen Würzelchen von Aesculus Hippocastanum L. zu sein, die nach den Untersuchungen von Klein und Szabó (I) und Waage (I) sich normal adventiv an dem Wurzelsystem genannter Pflanze finden. Schon die ersten Beobachter sahen dabei Übergänge zu normalen Seitenwurzeln (Taf. V Fig. 6. u. 7).

Ich liefs die Aesculus-Samen im Januar in feuchten Sägespänen keimen, die ausgekeimten Pflänzchen wurden dann bald in Erde auf dem Boden eines Gewächshauses ausgepflanzt. Ende Juni fand ich die „Kurzwurzeln", wie man die fraglichen Gebilde bezeichnet hat, in grofser Menge nach allen Seiten orientiert und zweifellos ohne geotropische Empfindlichkeit. Fig. 13 soll uns eine Skizze von ihrer Lagerung und Form geben; in der Mitte ist ein Gefäfsbündelstrang angedeutet. Die Parenchymzellen sind ziemlich klar mit nur wenig Inhalt; Stärke fehlt vollkommen.

Zuweilen findet sich eine Art Haube an ihrer Spitze, die aber immer erst nachträglich gebildet und durch einen deutlichen Einschnitt am Grunde (siehe Fig. 14) als späteres Anhängsel gekennzeichnet wird. Auch hier macht sich stets Stärkemangel bemerkbar; dagegen sind die „normalen" Seitenwurzeln erster Ordnung von Aesculus mit Haube und Statolithen gut entwickelt.

Bei den bisher behandelten Pflanzen hatten wir allen Grund, einen bestimmten Reiz, der stärker als der geotropische ist und dessen Reaktion bei vorhandener Sensibilität und Perception nicht zur Geltung kommen läfst, auszuschliefsen; natürlich gilt dies nur mit der oben auf pag. 10 gemachten Einschränkung. Nun kennen wir aber auch Reize, die hydro- und traumatotropischen, bei denen eine geotropische Sensibilität durchaus erhalten bleibt und nur die Reaktion unterdrückt wird. Ob, wie dies für den Lichtreiz speziell von Stahl (I) festgestellt wurde, auch eine „Umstimmung" der geotropischen Sensibilität vor sich geht oder nicht, interessiert uns hier weniger. Vielmehr ist die Hauptsache für uns die: Funktioniert der Statolithenapparat noch in hydro- oder traumatotropisch gereizten Wurzeln?

Nach der alten Sachs'schen (I) Angabe liefs ich Maissamen auf einem schräg hängenden Siebe, das mit feuchten Sägespänen

angefüllt war, keimen und sah natürlich schon in wenigen Tagen, dafs die meisten der austretenden Wurzeln nicht mehr nach dem Erdmittelpunkt, sondern nach der feuchten Fläche sich wandten. Daneben beobachtete ich ganz dasselbe, wie jüngst noch Noll (IV pag. 375), dafs viele unerklärliche individuelle Abweichungen da waren und manche Würzelchen sich nicht durch den Hydrotropismus merklich beeinflussen liefsen.

Die Stärkekörner in der Columella der Haube waren in jedem Falle völlig normal gelagert und als schwere Körper passiv auch in der neuen Stellung in den physikalisch unteren Teil der Zelle gefallen. Dies stimmte gut mit unseren Kenntnissen über die Nichtbeeinflussung der geotropischen Perception durch Hydrotropismus überein.

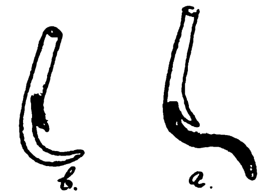


Fig. 15. Vicia Faba. Wurzelspitze so angeschnitten, dafs die Columella unverletzt blieb. In *a* der Lappen mit, in *b* der ohne Columella besser gewachsen. Ersterer nach 48 Stunden mit geotropischer Reaktion, letzterer ohne dieselbe.

Hydrotropische Einflüsse spielen wahrscheinlich im Boden eine sehr grofse Rolle, wenn auch physiologisch exakte Untersuchungen, wohl bedingt durch die Schwierigkeit einer Versuchsanstellung, noch nicht zu existieren scheinen. Ein Beispiel, wie wichtig z. B. auch für den praktischen Züchter die Kenntnis davon sein kann, in welchem Umfange gewisse Wurzeln hydrotropisch ablenkbar sind, finde ich bei F. M. Guillon (I pag. 589—591). Nach diesem Autor verlaufen nämlich bei der Weinrebe je nach Spezies, Varietät oder Rasse die Wurzeln in verschiedener Richtung schräge im Boden. So gibt es einige, die immer vertikal wachsen und von der oberflächlichen Feuchtigkeit nicht abgelenkt werden; der Winkel, den sie mit der Vertikalen machen, ist z. B. nur etwa 20°. Andere dagegen haben solche von 75—80°, sie verlaufen also sehr flach. Die praktische Nutzanwendung würde in unserem Falle, was das Pflanzen in verschiedenen Böden anlangt, auf der Hand liegen.

Als zweites Beispiel wollen wir den Einflufs der traumatotropen Krümmungen auf den Statolithenapparat untersuchen, ein Thema, das namentlich von Němec (II) schon behandelt ist. Die Einwirkung der Verwundungen auf die geotropische Reaktion ist in der letzten Zeit gleichfalls von einer Reihe von Forschern studiert worden; ich will hier nur die schöne Arbeit von Miehe (I) nennen, in dem sich auch die weitere Literatur findet.

Schon oben erwähnten wir, dafs, wenn von der Columella nur ein Teil weggenommen wird (Němec VI), nach kurzer Zeit auch wieder Reaktion erfolgt, während eine solche unterbleibt, wenn die ganze Haube abgeschnitten wird und erst wieder eintritt, wenn Stärkekörner, die als Statolithen funktionieren können, aufs neue erzeugt sind.

Wenn ich einen Längsschnitt annähernd in der Mitte der Haube durchführte, diese also spaltete, mufsten durch den Wundreiz und die hervorgerufene Plasmaströmung rein mechanische Umlagerungen der Stärkekörner zustande kommen, so dafs diese diffus durch die ganze Zelle verteilt wurden. Schon Němec gibt an, dafs in diesem Falle eine Perception (nach unserer Theorie) und, was wir mit den Augen kontrollieren können, natürlich auch eine Reaktion gehindert wird. Die beiden Hälften krümmen sich vielmehr zunächst meist nach oben, wobei Spannungsdifferenzen, auf die wir weiter nicht eingehen können, mafsgebend sind. Betont mufs noch werden, dafs nach Němec (II pag. 217) nur die Perception unmöglich gemacht wird, nicht etwa auch die geotropische Empfindlichkeit (wenigstens bei einigen daraufhin studierten bestimmten Pflanzen) verändert wird.

Wurde nun der Schnitt aber so geführt, dafs die Statolithen in der Columella nicht durch den Wundstock beeinflufst wurden, indem nur die alleräufsersten Partien angeschnitten wurden, so trat auch, falls nur der Vegetationspunkt noch getroffen war, trotzdem eine traumatotrope Krümmung ein, wie dies in Fig. 15 schematisch dargestellt ist. In einem Falle (*a*) war dabei der columellalose Lappen ganz flach abgeschnitten; es wuchs der die Columella behaltende Teil dann kräftig weiter und nach einer anfänglichen Krümmung war nach 48 Stunden, als ich den Versuch beendigte, der energischer gewachsene Teil deutlich geotropisch. Bei der zweiten Wurzel (*b*) hatte ich den Schnitt aber so schräg geführt, dafs zwar die Columella unverletzt blieb, dafs aber der columellalose Teil doch besser in Verbindung mit dem Wurzelgewebe blieb und energisch wuchs, während der andere sein Wachstum sistiert hatte. In der gleichen Zeit wie in 15 *a* war, wie man sieht, der weitergewachsene Wurzellappen noch nicht geotropisch reaktionsfähig geworden. — So überflüssig vielen vielleicht diese beiden Versuche erscheinen mögen, dokumentieren sie doch wieder aufs neue auf sehr einfache Weise die Bedeutung des Statolithenapparates.

Anhangsweise möchte ich noch auf die Photographie in Fig. 16 aufmerksam machen. Bei *a* war die Hauptwurzel abgefault, zwei Nebenwurzeln infolgedessen zum Austreiben veranlafst, die aber (durch

irgendwelchen Wundreiz?) nach aufwärts gegangen waren. In *b* und *c* dagegen hatte ich die Wurzel in der Mitte der Columella gespalten und eine Hälfte entfernt; es wurden so energische traumatische Krümmungen dadurch hervorgerufen, dafs noch nach 3—4 Tagen die Spitzen der Wurzeln nach oben orientiert waren.

Wird auch in den von uns behandelten Fällen nach Němec die geotropische Empfindlichkeit nicht herabgesetzt oder nicht verändert, so kennen wir doch gewisse schon oben angeführte Verwundungen, durch die in benachbarten Organen, z. B. in Seitenwurzeln oder -Trieben, eine „Umstimmung" hervorgerufen wird. Auf pag. 8 haben wir die Bedeutung solcher Fälle für die Statolithentheorie schon behandelt. Hier wäre noch zu erwähnen, dafs nach Noll (IV pag. 417)



Fig. 16. Vicia Faba. Photographien von traumatotropisch gereizten Wurzeln; bei *a* war dies durch Abfaulen der Hauptwurzel, bei *b* und *c* durch Spaltung der Wurzelspitze zustande gekommen.

auch schon blofse Krümmungen der Hauptwurzeln etwas ähnliches hervorrufen. Ob der Autor freilich mit der Annahme einer besonders wirkenden „Exotropie" im Rechte ist, die auch für längere Dauer die geotropische Reaktion hemmen (oder vielleicht auch die geotropische Sensibilität umstimmen kann?), darüber gehen die Meinungen zurzeit noch stark auseinander (Noll IV, Czapek II u. a.).

Über die Beeinflussung von geotropischer Reaktion und Perception bei invers gestellten Wurzeln hat Němec wieder einige Angaben gemacht. Er fand, dafs die Wurzeln von der vertikalen in eine plagiotrope Stellung übergehen und wollte anfangs nur eine Umstimmung in der Sensibilität annehmen (III); später (VI pag. 49) meinte er, dafs daneben noch der Autotropismus gegen eine scharfe Herabkrümmung der äufsersten Wurzelspitze arbeitet. Ich habe dieses vielleicht dankbare Thema nicht weiter verfolgt, weil Němec eine gröfsere Publikation darüber vorbereitet.

Von Interesse ist vielleicht noch eine Notiz von Duchartre (I pag. 266). Ein Same von Phaseolus multiflorus W., der umgekehrt, also mit der Radicula nach oben, gelegen hatte, liefs diese auch genau so austreiben, und zwei Monate lang konnte man beobachten, dafs die Wurzelspitze gerade aus dem Boden herausgewachsen war, ohne eine positiv geotropische Krümmung zu zeigen. Nebenwurzeln blieben nur als Höcker sichtbar. Es ist dies ein Fall, bei dem durch irgend einen „Zufall" eine geotropische Reizbarkeit nicht ausgebildet zu sein scheint, vielleicht auch der Perceptionsapparat unnormal war. Jedenfalls ist es merkwürdig, dafs sich eine solche Inversstellung so lange erhalten kann. Wir werden etwas ganz ähnliches für die Hauptwurzel von Trapa später „normal" kennen lernen. Darum scheint mir dieses Beispiel von doppeltem Wert.

Dafs heliotropische Reize bei der Bewegung der Wurzel im Erdboden keine grofse Rolle spielen, ist einleuchtend (s. besonders Wiesner II pag. 79ff.), wenn auch bei Lichtzutritt eine Änderung des geotropischen Winkels (Stahl I) eintritt; ebenso werden für gewöhnlich rheotropische nicht in Betracht kommen, und thigmotrope sind nach den neueren Untersuchungen von Newcombe (I) nur als Spezialfall der vorigen aufzufassen.

Nur auf den Aerotropismus werden wir noch einzugehen haben. Schon oben hatten wir allerdings gesehen, dafs ein besonderer aerotropischer Reiz bereits durch Bennett (I) für die gewöhnlichen Erdwurzeln als fehlend nachgewiesen ist, dafs vor allem die Molisch'schen (I) Angaben besser auf Hydrotropismus zurückgeführt werden. Aber die Erscheinung der „Pneumathoden", die nach Goebel (I, II), Jost (I), Karsten (I) u. a. bei manchen Landpflanzen, wenn sie irgendwie mit Wasser in Berührung treten, und vor allem bei den „Mangrove"-Bäumen vorkommen, könnten ja wirklich, wie Jost es wollte, durch Aerotropismus bedingt sein. Es klang ja zunächst auch ganz plausibel, dafs eine normale positiv geotropische Reizbarkeit doch darum vorhanden sein könne, die nur durch die „aerotropische" überwunden würde. Aber Karsten (I pag. 49) wies experimentell für gewisse Mangrovepflanzen nach, dafs hier ein negativer Geotropismus im Spiele ist, also ein besonderer Aerotropismus entbehrlich wird. Inwiefern freilich ein bestimmtes gröfseres Sauerstoffbedürfnis, die veränderte Beleuchtung oder vielleicht auch noch andere Ursachen (s. a. Pfeffer I pag. 563, 586) diese geotropische Empfindlichkeit beeinflussen, wäre erst noch zu entscheiden. Ja es ist auch noch durchaus nicht sicher, ob alle Pneumathodenwurzeln den-

selben negativen Geotropismus wie Karstens Versuchspflanzen besitzen. Wenn Wieler (I) die Atmungsfunktion dieser nach aufwärts gehenden Wurzeln (speziell bei Palmen) leugnet, so beachtet er einmal nicht, dafs von Karsten für Bruguiera eriopetala Wight die Atmungsfunktion wohl unzweifelhaft nachgewiesen ist (I pag. 41—46), ja er zitiert diesen Autor nicht einmal, und auch sein sonstiger Haupteinwand erscheint mir nicht glücklich. Es fiel ihm nämlich auf, dafs gewisse analoge Gebilde bei Palmen stets einen vertrockneten Eindruck machen (Wieler I pag. 514). Wenn er dagegen meint, dafs das Auftreten genannter Wurzeln, wie wir sie namentlich bei gewissen im Wasser kultivierten Landpflanzen sehen, auf einen „Reiz" vom Wasser zurückzuführen sei, ähnlich wie bei Populuszweigen, die in Wasser gestellt werden, die bekannten hyperhydrischen Gewebe entstehen, so halte auch ich letzteren Gedanken für glücklich. Ich glaube nun aber, dafs nichts die Wurzeln, die durch einen bestimmten Reiz entstanden sind, zu hindern braucht, sekundär in den Dienst der Atmung zu treten, wo dies das Medium zuläfst, in dem sie wachsen (Mangrove). Wo aber die Feuchtigkeit zur dauernden Erhaltung nicht ausreicht (vertrocknete Palmenwurzeln in Gewächshäusern), ist eine Atmung natürlich nicht möglich, während sie in der natürlichen Heimat der Pflanzen (an Wasserläufen, feuchten Niederungen u. dgl.) in Kraft treten könnte.



Fig. 17. Phoenix canariensis. Über die Erdoberfläche gewachsene „Pneumathode".

Ganz für meine Ansicht sprechen die Beobachtungen von Karsten (I pag. 58): „Sehr häufig finden sich auch der Anlage nach gleichartige Organe für andere Funktionen ausgebildet" und „es ist die Fähigkeit der leichten Wurzelbildung von diesen Pflanzen in verschiedener Weise nutzbar gemacht." [1])

Ich hatte Gelegenheit, bei Phoenix canariensis Hort. die genannten Bildungen zu studieren.[2]) Ein in einem grofsen Kübel kultiviertes Exemplar hatte in der von Jost zuerst beschriebenen Weise eine Menge aus dem Boden heraustretender weifser bis bräunlichgelber, aufrecht wachsender Wurzeln, während zwei Exemplare in kleineren

1) So wird bei einigen Palmen, wie Iriartea und Acanthorrhiza, die Wurzel nach Abwerfen der Haube zu einem Dorne umgewandelt (siehe auch Friedrich I). Eine ähnliche Metamorphose findet sich bekanntlich bei der Ameisenpflanze Myrmecodia. Diese Dornen sind dann natürlich nicht mehr geotropisch reizbar.

2) Die gleichen Wurzeln fand ich auch bei einer Phoenix tenuis Versch. var. glauca, doch waren sie hier alle vertrocknet oder dem Vertrocknen nahe.

Töpfen solche oberirdische Wurzeln nicht aufwiesen. Von den betreffenden negativ geotropischen Wurzeln der ersten Pflanze waren diejenigen, die an feuchten Stellen gewachsen waren, noch ganz turgescent und lebenskräftig, die an trockneren Partien des Kübels dagegen zum Teil ganz, zum Teil nur an der Spitze verdorrt. Die Epidermis war fast überall geplatzt und hing mitsamt der Haube wie eine Mütze über der Spitze (Fig. 17, siehe auch die Abbildung bei Al. Richter I Taf. X Fig. 37). Letztere hatte aber ganz gesunde Zellen an den frischen Wurzeln und in allen sah ich in der Columella der Haube Stärkekörner, die einen völlig normalen Statolithenapparat darstellten, also natürlich im physikalisch unteren Teil der Zelle, d. h. in der morphologisch oberen Hälfte lagen.[1])

An anderen Wurzeln hing bisweilen die Haube in Fetzen herab, während sie bei einer dritten Kategorie schon ganz abgeworfen war.

Nach Karsten existieren übrigens (I pag. 56) nicht nur solche negativ geotropische, aus dem Erdboden tretende Wurzeln, sondern bei einigen Pflanzen finden sie sich auch am Stamme, so in den Blattachseln von Eugeissona triste Griff., Sagus amicarum H. Wendl., Metroxylon-Arten, Raphia Ruffia Mart. (= R. pedunculata Beauv.), wie auch bei einigen Pandanus und Ravenala madagascariensis J. F. Gmel. Auch hier aber waren die Blattachseln erfüllt mit „feuchter Erde, Humus oder Schlamm“, die alle Ritzen zwischen den einzelnen Blattbasen durchdringen und ausfüllen.

Auf die eigentlich hier anzuschliefsenden „Pneumathoden“, die bei so manchen Wasserpflanzen (Jussieua) oder anderen nur zuweilen in Wasser kultivierten (Saccharum, Cyperus) auftreten, werden wir im Anschlufs an die Betrachtung der Wasserwurzeln einzugehen haben. Dafs wir die Besprechung unserer Palmenwurzeln übrigens von der bei Leontice usw. abtrennten, hat seinen Grund darin, dafs hier zwei verschiedene Medien (Erde und Luft) vorhanden sind, was dort nicht der Fall war, ganz abgesehen davon, dafs wir einen besonderen, durch das Wasser hervorgerufenen Reiz annehmen können, für den uns vorher Anhaltspunkte fehlten.

Wie weit schliefslich die an Pflanzen in Blumentöpfen mitunter zu machende Beobachtung in dies Kapitel gehört, dafs einige Wurzeln ganz oberflächlich gehen oder auch aus der Erde hervortreten, bliebe näher zu studieren. Ich sah es besonders schön einmal an einem Topf mit Caladium bicolor Vent. Wohl waren die Wurzeln deutlich

1) Al. Richter (I) erwähnt in seiner genaueren anatomischen Beschreibung nichts von der Stärke.

aus der Erde herausgewachsen, doch hatten sie alle die Spitze nach abwärts gebogen. In der Columella waren typische Statolithen, während die Stärke in den seitlich gelegenen Teilen der Haube unregelmäfsig lag.

Hatten wir bislang nur das Verhalten von Erdwurzeln behandelt, und waren wir nur zum Schlufs des vorigen Abschnittes auch zu solchen übergegangen, die teilweise „Luftwurzeln" geworden sind, so wollen wir uns jetzt zu den Wasserwurzeln wenden.

Dafs sehr viele sowohl von den festgewurzelten als auch von den aus Blattachseln entspringenden adventiven Wurzeln, die nicht bis zum Boden gelangen, genau so geotropisch reagieren wie die Erdwurzeln, wissen wir. So führt ja Němec (IV) gerade als besonders schönes Beispiel für seine Theorie die Wurzeln von Nasturtium amphibium R. Br. (= Roripa amphibia Bess.) an.

Veronica Anagallis L. entwickelt bekanntlich in grofser Menge Adventivwurzeln, die alle für gewöhnlich unter bestimmtem „Eigenwinkel" nach abwärts gehen. Ich sah in einem Falle eine Wurzel eine ziemlich weite Strecke horizontal gewachsen, und eine anatomische Untersuchung zeigte mir in der Haube die Stärkekörner noch durchaus unregelmäfsig, während bei den übrigen positiv geotropisch reagierenden gleichlangen schon deutliche Statolithen waren. Auch hier, wie bei den Nebenwurzeln von Vicia, den jungen Adventivwurzeln von Poa, Festuca etc. kann es somit eine längere Zeit dauern bis geotropische Reaktion und wohl auch genügende Perception erfolgt.

Weiterhin waren mir einige Exemplare von Cicuta virosa L. von Interesse, die in ganz flachem Wasser im hiesigen botanischen Garten kultiviert wurden. Sie hatten lange, horizontalgehende Adventivwurzeln bis zu einer Länge von 11 cm getrieben. Auch hier war der Statolithenapparat noch nicht vollständig. Dies war dagegen der Fall, wenn die Wurzelspitzen endlich positiv geotropisch in den Boden eindrangen.

Von viel gröfserer Bedeutung mufsten für uns aber gewisse Wurzeln sein, die bei manchen mono- und dicotylen Wassergewächsen an der Sprofsbasis oder an bestimmten Knoten entspringen und frei im Wasser schwimmen. Goebel (IV pag. 478) meint in seiner Organographie, dafs sie z. B. bei Pistia, Pontederia, Hydrocharis nicht mehr geotropisch seien. Es wäre übrigens daran zu erinnern, dafs bei manchen Wasserpflanzen die Wurzelbildung ganz unterdrückt ist,

und zwar bei Salvinia, Wolffia, Ceratophyllum, Utricularia, Aldrovandia und einigen Podostemaceen.

Ich untersuchte zunächst Eichhornia crassipes Solms (= E. speciosa Kunth) und zwar eine noch recht junge Wurzel.[1]) Nur in der Columella waren einige Stärkekörner und zwar wie Fig. 18 zeigt, nur in zwei Zellschichten in überaus geringer Zahl und ohne eine gesetzmäfsige Lagerung. In einer älteren Wurzel (Fig. 19) steigert sich zwar ihre Menge, doch bleiben sie feinkörnig und „willkürlich" orientiert. Ein Statolithenapparat wird also offenbar gar nicht mehr entwickelt. Dafs sich trotzdem nur in der Columella Stärke findet, ist wohl als Erbteil von Vorfahren mit geotropisch reagierenden Wurzeln anzusehen.

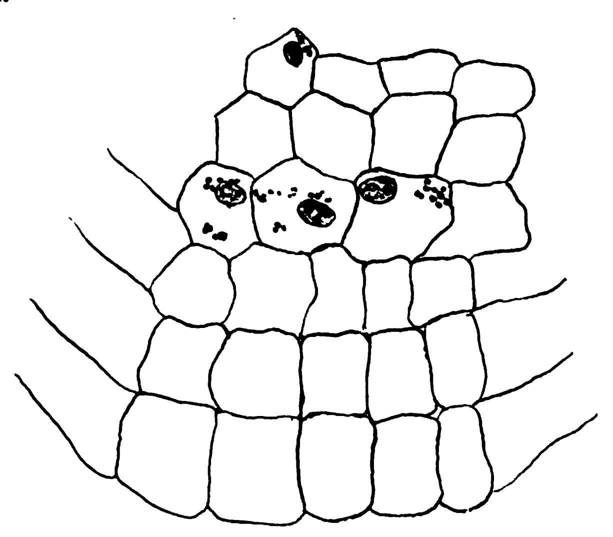


Fig. 18. Eichhornia crassipes. Mittlerer Teil einer jungen Wurzel. Stärkekörner noch ungemein wenige und unregelmäfsig in der Zelle verteilt.

Weiterhin studierte ich Pistia stratiotes L.; auch hier entspringen die Wurzeln büschelförmig wie bei Eichhornia, und ein Unterschied in der Lage ist äufserlich von jenen nicht erkennbar. Trotzdem liegen, wie Fig. 20 zeigt, die Stärkekörner wie Statolithen; da die

1) Diese sowie Pistia u. a. sind, worauf Goebel (III T. II pag. 291 und IV pag. 470) hinweist, haubenlos im strengsten Sinne des Wortes; sie besitzen nur eine „poche digestive" van Tieghems. Für unsere Zwecke kommt der Unterschied nicht in Betracht. Dafs diese „Hauben" übrigens später oft abgeworfen werden und damit auch die vorhandenen „Statolithen" verloren gehen, dürfte unwesentlich sein, nachdem die Wachstumsrichtung der Wurzel erst festgelegt ist (ähnliches sahen wir ja auch schon bei Phoenix).

Wurzel schräg gewachsen war, befinden sie sich auch in einer Ecke der Zelle. Entweder könnte hier also die geotropische Sensibilität eher abgenommen haben wie die Ausbildung des Statolithenapparates, oder aber es ist nach der Theorie noch ein schwacher Geotropismus vorhanden.

Um auch eine Dicotyle heranzuziehen, wählte ich das noch mit ziemlich ähnlichen Wurzeln wie das vorige versehene Nelumbium speciosum Willd. Nur findet sich hier auch schon die Spitze deutlich senkrecht abwärts gekrümmt; es macht sich also äußerlich die Andeutung einer geotropischen Reaktion bemerkbar. Anatomisch wäre zu bemerken, daß eine Columella nicht abgegrenzt war, vielmehr die ganze Haube gleichmäßig mit Stärkekörnern erfüllt ist. In den mittelsten Schichten lagen sie ganz einem Statolithenapparat entsprechend, an den Seiten mehr unregelmäßig durch die ganze Zelle verteilt, wenn auch mit Bevorzugung der physikalisch unteren Hälfte.

Fig. 19. Eichhornia crassipes. Desgl. wie Fig. 18 von einer alten Wurzel. Die Stärke hat sich zwar sehr vermehrt, ist aber nirgends in den unteren Teil der Zelle gesunken.

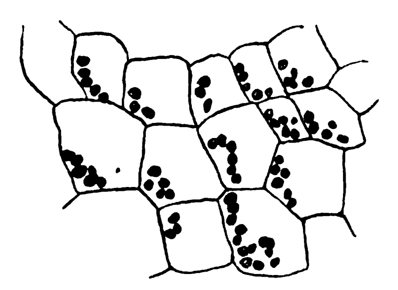


Fig. 20. Pistia stratiotes. Wurzel mit Statolithen versehen.

Azolla caroliniana Willd. verhält sich nach Němec (IV pag. 115) ganz normal, indem man nach abwärts gehende Wurzeln mit typischen Statolithen in der Haube vorfindet.

Offenbar kann man diese vier Pflanzen: Eichhornia, Pistia, Nelumbium, Azolla in eine Reihe stellen, die uns schön zeigt, wie möglicherweise der Geotropismus der Wurzeln verloren gegangen ist.

Aus der vorhandenen Literatur mufs ich noch ein interessantes Beispiel dafür anführen, dafs in der Hauptwurzel eine geotropische Reaktion ganz unterdrückt werden kann (ähnlich wie der geschilderte abnorme Fall bei Phaseolus), diese aber in den Nebenwurzeln erster Ordnung sehr schön zutage tritt. Es handelt sich um Trapa natans L. Die Hauptwurzel geht bei der Krümmung hier direkt nach oben (siehe Reinke I, Wittrock I pag. 352, Kerner I pag. 83, „die ganze Pflanze ist sozusagen auf den Kopf gestellt"), sie bleibt ganz rudimentär und bildet vor allem keine Haube mehr aus. Allerdings wird nach Reinke noch ein Versuch dazu gemacht: einzelne, aber nicht einmal den Scheitel einnehmende Dermatogenzellen teilen sich durch Tangentialwände. Sehr selten kann die Wurzel nach Wittrock auch ein wenig wachsen, macht dann aber eine starke bogenförmige Biegung nach unten.

Die Seitenwurzeln erster Ordnung zeigen dagegen alle eine schöne Haube und wie ich mich überzeugte, waren auch typische Statolithen in ihr. Die äufsersten Schichten werden in ziemlich rascher Folge abgestossen, auch bei der damit verbundenen Zelldegeneration traten aus den braunen Fetzen noch mit Jodfärbung die blauen Stärkekörner hervor. Sie werden also nicht vorher aufgebraucht.

Ebenso wie „Pneumathoden" bei Phoenix, Mangrove etc. vorkommen, finden wir solche auch an gewissen amphibischen Pflanzen, die gewöhnlich auf dem Lande lebend, im Wasser kultiviert werden. Jost (I sp. 601) hat solche senkrecht aufwärts wachsende Wurzeln bei Saccharum officinarum L., Cyperus textilis Thunbg. und Luffa amara Roxbg., Goebel (II sp. 717) desgleichen bei Rumex Hydrolapathum Hds., Nymphaea, Lotus u. a. gesehen. Für Rumex speziell wird angegeben, dafs vielfach an der Spitze eine bogenförmige Abwärtskrümmung zu bemerken sei und auch Jost sagt (I pag. 638) für Luffa, dafs „die Wurzel beim Eintritt ins Wasser ihren seitherigen positiven Geotropismus nicht aufgibt, vielmehr sind die Vegetationspunkte sämtlich nach unten gekrümmt und erst die ausgewachsenen biegsamen Teile werden durch ihr geringes spezifisches Gewicht bis direkt unter die Wasseroberfläche gehoben".

Ich konnte die erwähnte Erscheinung an Cyperus Papyrus L. studieren. Während an einem auf dem Lande kultivierten Exemplar solche Bildungen stets unterblieben, waren sie schön zu beobachten

an einem, das im Warmwasserbassin gehalten wurde. Von den unter dem Einflufs des Wasserreizes neugebildeten, sich über die Topferde erhebenden Wurzeln gingen drei annähernd senkrecht in die Höhe, erreichten aber nirgends den Wasserspiegel. Dafs sie unter Umständen wie bei den Palmen und Mangrovepflanzen, wenn sie bis nahe der Wasseroberfläche kommen, auch in den Dienst der Atmung gestellt werden können, dürfte nicht weiter wundernehmen. Aufserdem entsprangen der Pflanze aber noch einige andere Wurzeln, die anfangs nach aufwärts gegangen waren, dann aber unter verschiedenem Winkel nach abwärts sahen, nicht nur, wie bei dem Goebel'schen Rumex, mit der Spitze. Sie waren kräftiger als die drei nach oben gehenden entwickelt. In ihren Hauben waren in der Columella entweder noch grofse Stärkekörner, die im physikalisch untersten Teile der Zelle lagen, oder aber die Calyptren waren schon etwas degeneriert und im Begriff abgeworfen zu werden. Das letztere gilt auch für die drei „negativ geotropischen" Wurzeln. Die Zellen waren hier alle gebräunt, Stärke zwar noch vorhanden, aber da die Zellen nicht mehr lebenskräftig waren, wohl auch ohne Funktion. Die Epidermis hing bereits in Fetzen wie bei einigen der studierten Palmen herunter. Das ganze flottierende Wurzelsystem zusammen erweckte den Eindruck, als ob hier eine noch nicht ausgesprochene negativ geotropische „Umstimmung" zustande gekommen sei, vielmehr die Pflanze, wenn ich so sagen darf, „sich erst auf dem Wege dazu befindet".[1]) Bei Leontice glaubten wir ja etwas ganz ähnliches annehmen zu dürfen.

Im Gegensatz zu Cyperus haben wir nun bei Jussieua gewisse Wurzeln, die ausnahmslos steil senkrecht aufwärts gingen. H. Schenck (I) hat bekanntlich in seiner Arbeit über das Aerenchym genauer auf diese aufmerksam gemacht, die er im Anschlufs an die Jost'schen Funde als „aerotropische" ansieht. Ich hatte Gelegenheit, solche Bildungen bei J. repens L. und J. suffruticosa L. (= J. salicifolia H. B. et K.) zu untersuchen. Die Wurzeln erreichten bei ersterer den Wasserspiegel, bei letzterer nicht; sie waren sehr schlaff und

1) Wie hier das Wasser als Reiz, so kann schon in anderen Fällen sehr feuchte Luft wirken; Duchartre (zitiert bei Sachs II pag. 634) beobachtete nämlich bei Hortensia, Veronica Lindleyana u. a. sonst, dafs hier Wurzeln oberhalb der Erde aus dem Stengel hervorbrechen und horizontal oder schwach nach unten gewendet in der Luft fortwachsen. Sachs meint, dafs zum Teil daran Mangel an Geotropismus, in manchen Fällen ein Nichtzurgeltungkommenlassen durch Hyponastie schuld sei, wohl auch, wie wir dies schon oben erwähnten, durch das Verweilen in Luft ein Unterschied gegenüber dem in Erde bedingt ist. Über eine eventuelle „Umstimmung" spricht Sachs noch nichts.



wurden nur „passiv durch den Zug der in ihnen enthaltenen Luft nach oben in vertikaler Richtung gehalten". Das Parenchymgewebe hatte sehr viele lufterfüllte Intercellularen. Die Epidermis war häufig wieder gesprengt, eine Haube befand sich an allen noch daran, während Schenck sah, dafs sie bei J. repens L. var. grandiflora (Mich.) Mart. schon frühzeitig abgeworfen wird. Wir finden in ihr viel Stärke, wie Fig. 21 zeigt, auch in Statolithenart gelagert. Die alleräufsersten Zellen besafsen fast gar keinen Inhalt mehr. Sehr störend war bei der Beobachtung die Luft in den Intercellularen, die ich immer erst durch Einlegen der Schnitte für eine Minute in Alkohol wegnehmen mufste. Bei den oft sehr dünnen Würzelchen von J. suffruticosa brauchte ich mitunter auch gar keine Schnitte anzufertigen, konnte vielmehr dieselben in toto studieren.

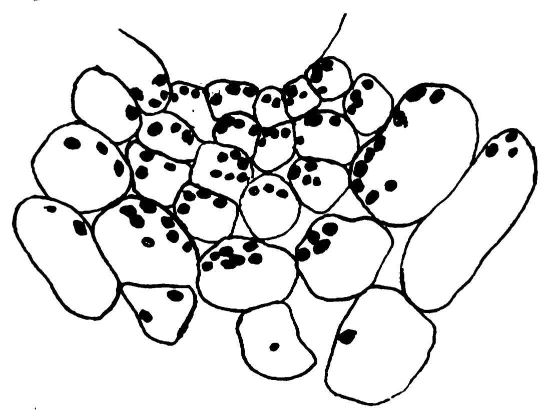


Fig. 21. Jussieua suffruticosa. Nach aufwärts gerichtete „Atemwurzel" mit Statolithen.

Wie Jussieua verhält sich in bezug auf Wurzelorientierung auch nach Scott die Papilionacee Sesbania aculeata Poir. (siehe Goebel IV pag. 481). Das Resultat ist also auch für diese Pneumathodenwurzeln der Wasserpflanzen das, dafs ein Statolithenapparat überall noch ganz intakt ist; ob die Wurzeln ihre Sensibilität verloren haben und „ageotrop" sind, oder wie in Analogie mit den Mangrove wahrscheinlicher ist, eine „Umstimmung" erfahren haben, ist noch zu entscheiden. Jedenfalls ist es unnütz, einen besonderen „Aerotropismus" anzunehmen.

Wir kommen nun zur Besprechung der Luftwurzeln. Es ist bekannt, dafs bei vielen von ihnen eine geotropische Reaktionsfähigkeit nicht mehr möglich und dafs, wenn ältere Wurzeln dieser Art vielfach genau senkrecht nach abwärts wachsen, dies durch ihre eigene Schwere bedingt ist. Die Frage, ob sich in ihren Hauben „Statolithen" vorfinden, ist nur für gewisse Aroideen und Brosimum microcarpum, eine Urticacee, von Němec (IV pag. 110) gestellt und bejaht worden. Es mufs sehr verwundern, dafs die epiphytischen Orchideen, die doch

eine so reiche Anzahl von Pflanzen ausmachen, noch absolut nicht hierauf untersucht sind.

Freilich liegen ja über die Morphologie, Anatomie und Biologie auch dieser schon eine grofse Zahl von Arbeiten vor, die ich hier natürlich nicht alle anführen kann. Eine Beschreibung speziell der Wurzelhauben findet sich aus neuerer Zeit in der Publikation von Aladár Richter (I), doch wurde die uns interessierende Frage nicht erörtert. Dieser ungarische Forscher hat Oncidium carthaginense Sw., Oncidium sphacelatum Lindl., Aerides odoratum Lour., Sobralia macrantha Lindl. und Dendrobium speciosum Smith behandelt. Charakteristisch ist, dafs Stärkekörner sich recht selten und nur vereinzelt vorfinden, dagegen Chloro- oder Chromoplasten in Menge, entweder gleichmäfsig an den Zellwänden entlang verteilt oder unregelmäfsig um den Kern gelagert.[1])

Das reiche Orchideenmaterial des Heidelberger botanischen Gartens erlaubte mir, die Sache von der neugewonnenen Fragestellung aus etwas eingehender zu verfolgen. Meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheimrat Pfitzer, möchte ich auch an dieser Stelle meinen Dank für die vielfachen Anregungen aussprechen, die er mir gerade hier ganz besonders gegeben hat. Desgleichen bin ich Herrn Garteninspektor Massias für seine mannigfache Hilfe aufs wärmste zu Dank verpflichtet.

Ich begann zunächst nach solchen Orchideen zu suchen, bei denen auch die jungen Wurzeln möglichst steil nach abwärts gerichtet waren. Dies kann man bei einer grofsen Zahl von Spezies konstatieren, aber daneben treten fast bei allen auch solche auf, die nach allen möglichen übrigen Richtungen gehen, ja häufig sieht es so aus, als ob das Abwärtswachsen nur „auf Zufall“ beruhe. Nur einen einzigen Stock einer Laelia anceps Lindl. vermochte ich ausfindig zu machen, an dem nahezu alle Wurzeln steil nach abwärts orientiert waren (siehe die Photographie in Fig. 22).

Zwei Wurzeln wurden davon am 13. Mai vorsichtig horizontal aufgebunden und nach etwa fünf Tagen begann eine Krümmung nach abwärts sich unmittelbar hinter der Spitze bemerkbar zu machen.

---

1) In einer Arbeit aus dem Jahre 1865 von Leitgeb (I) findet sich nur die Notiz, dafs die Hauben „immer mit Inhalt und grofsen Zellkernen erfüllt“ sind. Was das für Inhalt sei, wird nicht näher gesagt, nur geht aus der Bemerkung über die Grünfärbung hervor, dafs Chlorophyllkörner unter anderem gemeint sind. Bei einigen Orchideen sah der Autor Stärke in dem Parenchym der älteren Teile der Wurzel.

Die Beleuchtung war dabei zunächst noch nicht ausgeschlossen. Am 1. Juni war die eine der beiden und zwar diejenige, welche sich stärker gekrümmt hatte, wie in Fig. 23 gerichtet. Ein positiver Geotropismus schien daher nicht unwahrscheinlich, wenngleich auch der bei allen Luftwurzeln der Orchideen vorhandene negative Heliotropismus dasselbe Resultat hätte ergeben können. Wie erstaunt war ich aber, als ich die Laelia-Wurzeln anatomisch untersuchte und nichts

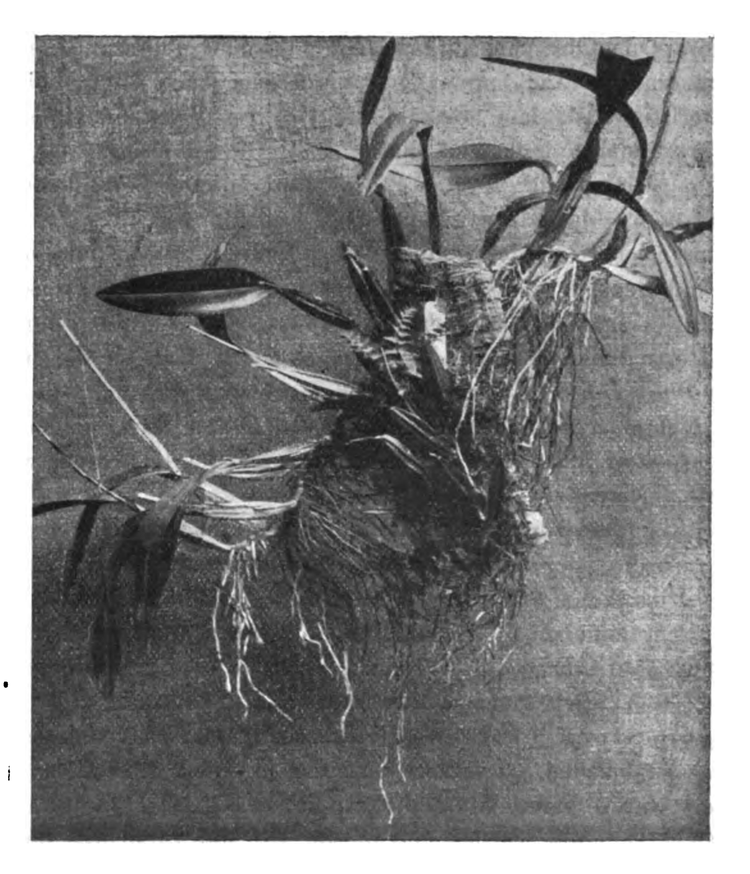


Fig. 22. Laelia anceps. Habitusbild; die Wurzeln fast alle steil nach abwärts gerichtet.

fand, das als Statolithenapparat hätte gedeutet werden können. Ich habe eine ganze Menge Wurzelspitzen geschnitten, alte und junge, Freihand- und Mikrotomschnitte angefertigt — niemals fand ich Stärkekörner in der Haube oder auch dem Gewebe hinter dem Vegetationspunkt. Eine Columella hob sich überhaupt nicht besonders ab.

Chlorophyllkörner waren allerdings zahlreich vorhanden, sie lagen aber nicht im unteren Teil der Zelle allein, sondern genau so wie es Al. Richter für seine Objekte beschreibt. Kristalle und andere gegebenenfalls als Statolithen zu betrachtende Körper fehlten gleichfalls, nur weiter rückwärts im Periblem machten sich viele Raphidenbündel bemerkbar, die aber wohl kaum von Einflufs für die geotropische Perception sein können. Die äufsersten 3—4 Zellschichten der Haube haben wie bei allen Orchideenluftwurzeln stark verschleimte Wände; ihr Inhalt befindet sich in Degeneration.

Es war meine nächste Aufgabe zu sehen, ob bei Lichtabschlufs ein anderes Resultat wie vorhin zu erreichen war. Am 10. Juni wurden drei weitere Wurzeln vorsichtig horizontal aufgebunden und in kleine schwarze, genügend hohe Pappkästen hinein wachsen gelassen. Die offene Seite verstopfte ich lose mit Watte und achtete dabei, dafs letztere nur nicht mehr wachstumsfähige Stellen der Wurzel

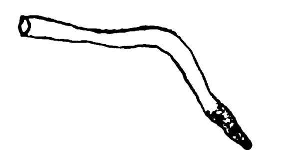


Fig. 23. Laelia anceps. Wurzelkrümmung bei Lichtzutritt.

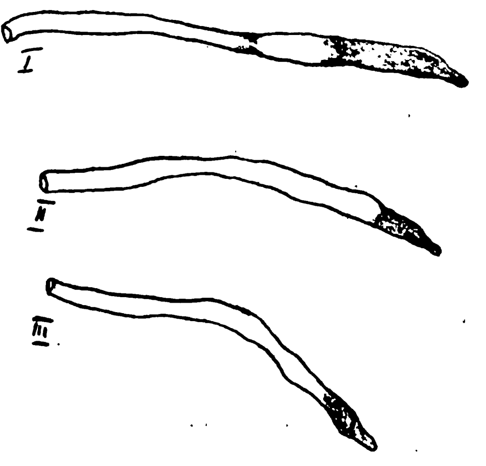


Fig. 24. Laelia anceps. Wurzelkrümmung bei Lichtabschlufs zum Teil ganz unterblieben (I) oder nur gering (II); bei III dagegen etwas energischer, aber auch noch immer im flachen Bogen.

berührte, um eventuell irgendwelche Berührungsreize auszuschliefsen. Das Resultat am 23. Juni zeigt sich uns in Fig. 24. Die eine, und es war die am kräftigsten gewachsene Wurzel, war vollkommen gerade geblieben (I); die zweite zeigte eine ganz schwache Beugung nach unten, die dritte hatte eine etwas stärkere Krümmung gemacht, doch war sie immer noch viel geringer als vorhin bei Lichtzutritt. Vor allem ist der Bogen ein viel flacherer als vorher und die Neigung wohl auch durch das Eigengewicht zu erklären.

Also auch diejenige Spezies, die Luftwurzeln besafs, bei denen von den Orchideen unseres Heidelberger Gewächshauses noch am ehesten an Geotropismus zu denken war, reagiert auf den Schwer-

kraftreiz entweder überhaupt nicht oder nur in überaus geringem Maſse. Auch dies Resultat paſst vortrefflich zur Statolithentheorie, wenn ich auch zeitweise vor Beendigung des zweiten Versuchs schon geglaubt hatte, hier einen Fall zu finden, in dem geotropische Reaktion ohne Statolithen ausgelöst wurde.

Unser Garten besitzt nun auch noch ein zweites Exemplar von Laelia anceps, das nicht frei hängt, sondern im Topfe kultiviert wird. Hier geht zufällig keine einzige Wurzel frei nach abwärts, alle vielmehr höchst unregelmäſsig nach allen möglichen Richtungen. Der mit der Pflege der Orchideen betraute Obergärtner sagte mir, er habe die Beobachtung gemacht, daſs auch anderwärts durch Einpflanzen epiphytischer Orchideen in Töpfe die Bildung von senkrecht nach abwärts wachsenden Wurzeln ganz unterdrückt wurde. Und wenn wir die „terrestrisch“ eingepflanzte Laelia wieder „epiphytisch“ kultivieren würden, so bekämen wir auch wieder Wurzeln, die sich nach abwärts richteten! Die Pflanzen scheinen mir daher das Bestreben zu haben, nach Möglichkeit nicht in die Erde mit ihren Wurzeln zu dringen, was bei senkrechtem Abwärtswachsen unfehlbar erfolgen müſste.

Bei den anderen untersuchten Orchideenluftwurzeln dürfte ebensowenig Geotropismus in Frage kommen als bei Laelia anceps. Ich ging zunächst zu solchen Orchideen über, und dies soll einen zweiten Typus darstellen, die wohl einige Wurzeln nach abwärts gerichtet hatten, andere aber, und oft beträchtlich mehr, in anderen Richtungen entsandten. Hierher gehört eine groſse Anzahl, von denen ich nur Oncidium sphacelatum L., Dendrobium nobile Lindl., Dendrobium Macraei Lindl., ein Bolbophyllum spec. (Hort. Heidelbg. XXI, Kamerun) und Pholidota ventricosa Rchb. fil. nenne. — Bei Oncidium sphacelatum wuchsen also viele Wurzeln mehr oder weniger steil nach abwärts, andere horizontal, um dann mitunter mit einem Male unter verschiedenem Winkel, der selbst ein rechter sein konnte, eine höchst energische Abwärtskrümmung eintreten zu lassen. Ja einige Wurzeln waren selbst schräg aufwärts gegangen. Von den nach unten gehenden band ich am 12. Mai eine horizontal auf[1]), schon am 16. Mai wiesen sie eine geringe Krümmung unmittelbar hinter der Spitze auf

1) Ich konnte mit dem seltenen und zum Teil recht kostbaren Materiale nicht so frei schalten, wie ich es wohl gemocht hätte. Verdunkelungsversuche habe ich deshalb bei den noch folgenden Orchideen dieser Gruppe unterlassen. Auch so werden wir sehen, daſs wir für unseren Zweck ein brauchbares Resultat bekommen.



und am 1. Juni waren sie wie Fig. 25 gewachsen. Eine besondere Columella in der Haube fehlte auch hier, Stärkekörner als Statolithen desgleichen (siehe auch Al. Richter I pag. 9), wohl aber trat hier Stärke in den äufsersten verschleimten Zellreihen auf[1]), doch war sie unregelmäfsig verteilt und dürfte nur als Baumaterial Verwendung finden.

Bei Dendrobium nobile wurde am 12. Mai die ganze Pflanze horizontal gelegt. Am 2. Juni war noch nirgendswo eine nennenswerte Krümmung, trotzdem die Pflanze nicht verdunkelt war. Wie Fig. 26 zeigt, gingen die Wurzeln nach allen Richtungen, selbst nach oben, einige hatten sich auch durch ihr Gewicht ohne besondere Krümmung nach abwärts geneigt. „Negativ geotropische“ Seitenwurzeln, wie Wiesner (I pag. 77) sie hier beobachtet haben will, fehlten bei unserem Exemplar.

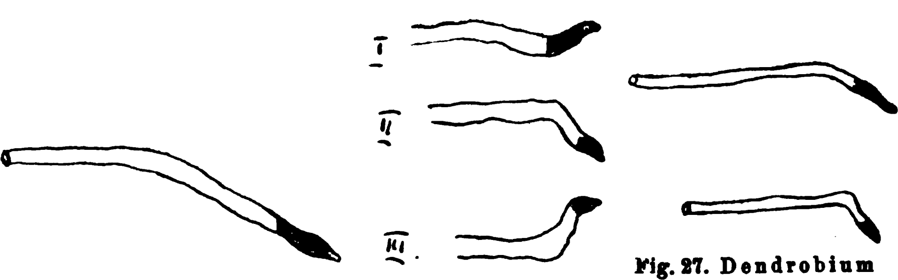


Fig. 25. Oncidium sphacelatum. Wurzelkrümmung (bei Lichtzutritt).

Fig. 26. Dendrobium nobile. Wurzeln in beliebiger Richtung, auch nach aufwärts, gekrümmt (bei Lichtzutritt).

Fig. 27. Dendrobium Macraei. Wurzelkrümmungen bei Lichtzutritt; trotzdem hatte die eine Wurzel nur eine sanfte Biegung gemacht.

Von Dendrobium Macraei wurden am nämlichen Tage wie bei dem vorhergehenden zwei abwärts gerichtete Wurzeln horizontal gebunden. Das Resultat am 2. Juni erblicken wir in Fig. 27. Auch hier war Licht nicht ausgeschlossen worden und trotzdem hatte die eine Wurzel trotz guten Wachstums sich nur sanft geneigt, keine nennenswerte Krümmung gemacht.

Bei Bolbophyllum spec. endlich wurde eine Luftknolle horizontal gelegt; bei Ablauf des Versuches waren die meisten Wurzeln unverändert, bei einigen die Spitzen ein wenig nach unten umgebogen.

1) Man sieht also, dafs Stärkekörnchen durchaus den Hauben nicht zu fehlen brauchen. Über sonstiges Vorkommen in dem Parenchym der Wurzeln vergl. das schon oben erwähnte Zitat von Leitgeb (I).

Stärke fehlte den drei letzten Orchideen im Gegensatz zu Oncidium völlig in der Wurzelhaube. Das gleiche war übrigens der Fall bei Pholidota ventricosa, die noch in diese Kategorie gehört.

Trotzdem also Verdunkelung bei den letzten Wurzeln nicht vorgenommen war, finden wir bei den ziemlich steil nach abwärts gehenden Wurzeln von Dendrobium nobile und Bolbophyllum gar keine

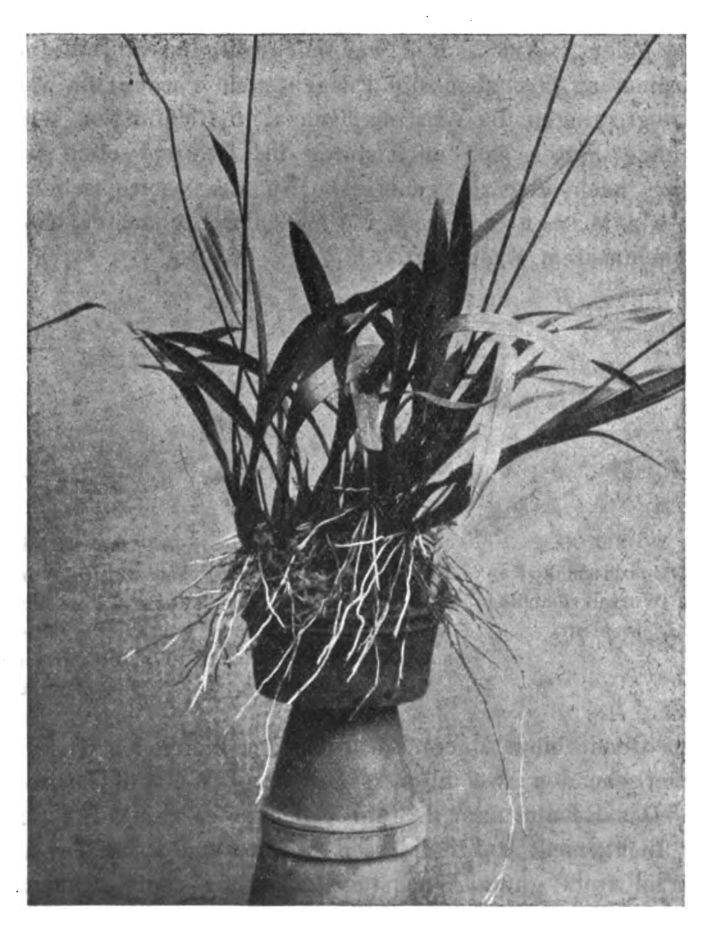


Fig. 28. Brassia verrucosa. Habitusbild; die Wurzeln nach allen möglichen Richtungen gewachsen.

nennenswerte Abwärtskrümmung, bei Dendr. Macraei jedenfalls nicht immer, und auch für die übrigen Fälle dürfen wir wohl ohne Bedenken die Erfahrungen von Laelia verwenden.

Als nächste Gruppe — sie sei unser dritter Typus — wollen wir diejenigen Orchideen betrachten, die überhaupt keine direkt nach

unten gehenden Wurzeln aufzuweisen hatten, vielmehr nur büschelförmig nach abwärts strahlende. Hierher gehören Brassia verrucosa Batem. (Photogr. Fig. 28), Epidendrum cochleatum L. (Photogr. Fig. 29) und Coelogyne ocellata Lindl. Brassia verrucosa wurde für 10 Tage unter einem Winkel von etwa 60° gegen ihre frühere Lage aufgestellt; eine irgendwie geo- oder heliotropische Krümmung war nach



Fig. 29. Epidendrum cochleatum. Habitusbild; ein Teil der Wurzeln unverzweigt in die Luft ragend, ein anderer mit Seitenwurzeln versehen, am feuchten Topfrande entlang gewachsen.

Ablauf dieser Zeit nicht sichtbar. Die Stärkeverhältnisse in der Haube waren ähnliche wie bei Oncidium sphacelatum, d. h. in einigen (durchaus nicht in allen!) sah ich Stärkekörner in den äufsersten verschleimten Partien. Ja hier war der einzige Fall, wo sie mitunter wie Statolithen zu liegen schienen. Fig. 30 zeigt uns

schematisch, bis zu welcher Dicke hier die stärkeführende Schicht gehen kann.

Das Exemplar von Epidendrum cochleatum war von gewissem Interesse, da hier ein Teil der Wurzeln frei wuchs, während ein anderer sich dem feuchten Topfe eng angeschmiegt hatte. Dabei waren letztere ziemlich stark verästelt, während erstere unverzweigt geblieben waren. Stärke fehlte in allen untersuchten Hauben, dagegen waren Chloro- und gelbe Chromoplasten in ziemlicher Anzahl vorhanden.

Coelogyne ocellata zeigte besonders schön, wie einige Wurzeln anscheinend ohne besonderen Grund mit einem scharfen Knick nach unten umbogen. Anatomisch ist nichts Aufsergewöhnliches zu erwähnen.

Zur nächsten, der vierten Kategorie mögen die gerechnet werden, die ihre Wurzeln an den Baumstämmen, Korkstücken etc. kriechen lassen, ohne dafs eine besondere Richtung dabei auch nur bevorzugt wird.[1]) Namentlich sah ich das schön bei Coelogyne Mayeriana Rchb. fil. und Leptotes bicolor Lindl.; bei letzterer sind die Luftwurzeln dabei ganz flach dorsiventral. Das vielfach studierte Taeniophyllum Zollingeri Rchb. fil. (z. B. Goebel III T. I pag. 193 ff., Wiesner III) und Aeranthus fasciola Rchb. fil. (z. B. de Janczewski I) könnte man weiterhin anschliefsen. Endglieder der Reihe, die ganz den Habitus von Flechten oder baumbewohnenden Moosen angenommen haben, bilden die von Pfitzer (I pag. 472 ff.) beschriebenen zierlichen Pflänzchen Bolbophyllum minutissimum F. Müll. und B. Odoardi Rchb. fil. et Pfitz.; bei ihnen fehlt eine Wurzelhaube völlig.

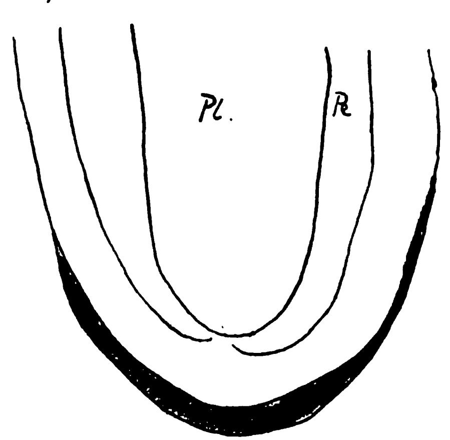


Fig. 30. Brassia verrucosa. Schematischer Längsschnitt durch eine Wurzelspitze; der schraffierte Teil mit (zum Teil beweglichen) Stärkekörnern versehen.

Dafs bei dem ganzen Typus eine besondere Empfindlichkeit für den Schwerkraftsreiz nicht mehr vorhanden ist, folgt aus diesen Darlegungen ohne weiteres.

1) Biologisch Ähnliches würden wir hier bei den im Wasser lebenden Podostemaceen vielfach finden. Ich hatte keine Gelegenheit, solche zu untersuchen.

Als letzte, fünfte Gruppe mögen noch gewisse Orchideen herangezogen werden, von denen „negativ geotropische“ Wurzeln beschrieben sind. Einmal soll nach Wiesner (I pag. 76 ff.) dies bei Gongora galeata Reichb. fil., Dendrobium Gibsonii Lindl., Dendr. nobile Lindl., Dendrocolla Cotes Lindl.[1]), Stanhopea occulata Lindl., St. ecornuta Lem. an einigen Seitenwurzeln der Fall sein.

Vor allem aber wäre an die „Nestwurzeln“ zu denken, auf deren biologische Bedeutung von Schimper (I pag. 61 ff.), Goebel (III T. I p. 235—236), Haberlandt (I pag. 172 ff.), Raciborski (I pag. 352) u. a. hingewiesen wurde. Es sind dies Oncidium altissimum Sw. (oder Lindl.?), Cyrtopodium sp., Grammatophyllum speciosum B.[2]), Acriopsis javanica Reinw. und einige Cymbidium-Arten. Experimentelle Forschungen, ob wir es hier mit negativem Geotropismus zu tun haben, existieren noch nicht. Schimper meint zwar (I pag. 62): „Die Stellung der Pflanze sei, welche sie möge, ihre Wurzeln stehen stets nach oben und zwar bilden sie die verschiedenartigsten Winkel, um sich in den Erdradius zu stellen; kein anderer Tropismus kann die Ursache der Erscheinung sein, wie es jedermann in reichen Orchideenhäusern konstatieren kann.“ Aber Sachs (III pag. 4) drückt sich schon vorsichtiger aus, wenn er sagt, dafs die fraglichen Wurzeln „nicht geotropisch oder vielleicht sogar mit negativem Geotropismus begabt“ sind.

Von Pflanzen dieser Gruppe standen mir leider nur Cymbidium javanicum Blume und C. bicolor zur Verfügung, von ersterem nur drei, von letzterem gar nur eine Wurzel. Eine anatomische Untersuchung ergab, dafs Stärke oder irgendwelche andere Statolithen auch hier völlig fehlten.

Wir haben also nirgends bei den Luftwurzeln der Orchideen — aufser einmal bei Brassia verrucosa in den äufsersten Schichten — etwas gefunden, was als Statolithenapparat gedeutet werden kann. Ebenso glaube ich gezeigt zu haben (durch den Versuch mit Laelia anceps), dafs jedenfalls energische geotropische Krümmungen völlig fehlen. Zuweilen ist ja doch noch eine Reaktion auf den Schwerkraftsreiz möglich, aber, und auch das scheint mir mit unseren anatomischen Funden in Einklang gebracht werden zu können, wäre diese immer sehr langsam. Und denken wir, dafs die epiphytischen Orchideen von terrestrischen mit statolithenführenden Wurzeln ver-

1) Im „Kew Index“ unbekannt; etwa ein Druckfehler aus D. teres Blume?

2) Das von Goebel noch angegebene G. scriptum ist nach dem „Kew Index“ mit G. speciosum identisch.

sehenen abstammen [1]), so könnte hier in kleinem Umfange eine geotropische Sensibilität geblieben sein, und es vermöchten die Chlorophyllkörner vielleicht eine wenn auch nur geringe Perception noch auszulösen. Dann aber kommt noch eins dazu. Alle unsere Gewächshäuser können niemals dieselben Lebensbedingungen für die Pflanzen herstellen, in denen sie sich in ihrer Heimat befinden. Mehr oder weniger beobachten wir „Abnormes“ bei uns. Es wäre also dringend zu wünschen, wenn in den Tropen selbst ähnliche und natürlich noch weit ausgedehntere Studien angestellt würden wie wir sie, soweit unsere Hilfsmittel es erlaubten, unternahmen. Im botanischen Garten zu Buitenzorg müfste es z. B. ja ein leichtes sein. Einen Prüfstein für unsere hier vorgetragene Ansicht dürften namentlich die als „negativ geotropisch“ beschriebenen „Nestwurzeln“ abgeben.

Wir haben bis jetzt noch nicht nach Gebühr berücksichtigt, dafs alle Orchideenluftwurzeln negativ heliotropisch empfindlich sind, wie dies namentlich von Wiesner (I pag. 76ff.) festgestellt wurde. Von 29 untersuchten Spezies hatten 21 einen „ausgezeichneten“, 4 einen „deutlichen“ und nur 4 einen „schwachen“ Heliotropismus. Hier finde ich auch einen uns besonders interessierenden Hinweis. Wiesner meint (pag. 79), dafs der den Wurzeln sonst eigentümliche positive Geotropismus den vom Lichte wegstrebenden Wurzeln in der Regel hinderlich sein wird, und zwar stets, wenn die Beleuchtung durch einseitig einfallendes Licht erfolgt, was wohl für die Mehrzahl angenommen werden darf. Je vollkommener die Anpassung an die neue Funktion erfolgen soll, desto mehr mufs die Eignung des Organs zum positiven Geotropismus vernichtet werden.“ — Dagegen glaubt der Autor, dafs negativer Geotropismus für eine das Licht fliehende Wurzel kein Hindernis ist, und macht darauf aufmerksam, dafs ja auch negativ heliotrope Sprosse in der Regel negativ geotropisch sind. Jedenfalls verdienen die oben erwähnten „Nestwurzeln“ daher noch ganz besonders erneute Untersuchung an ausreichendem Material.

Wenn wir bei einigen Versuchen übrigens gar keine, also auch keine heliotropische Krümmung erhielten, so liegt das daran, dafs in den betreffenden Fällen durch das Umlegen der Wurzeln oder der ganzen Pflanze das diffuse Licht auch in der neuen Lage nicht wesentlich anders herangelangen konnte als vorher.

1) Über solche phylogenetische Gedanken vergl. man Sachs (III), der zeigte, wie selbst die Wurzeln unserer doch gewifs terrestrischen Kartoffeln in feuchter Luft denen der Epiphyten gleichkommen können.

Neben der heliotropischen Empfindlichkeit kommt in ausgedehntem Maſse unseren Luftwurzeln noch hydrotropische zu. Wir hatten in Fig. 29 schon Epidendrum cochleatum als schönes Beispiel hierfür. Und mehr oder weniger intensiv kann man überall sehen, wie Wurzeln, die gerade am Topfrande wachsen, diesem genau entlang gehen. Goebel (III T. I pag. 160) führt einen Fall an, in dem bei Cattleya Harrisoniae Paxt., die auf einem Holzpflocke kultiviert wurde, die Luftwurzel zunächst der einen vertikalen Seite dicht angeschmiegt nach unten wuchs (und zwar vielfach in schiefem Winkel zur Lotlinie), dann umbog, der unteren horizontalen Fläche des Pflockes folgte, um von hier aus auf der hinteren vertikalen Fläche wieder nach oben zu gehen. Ähnliches kann auch ich berichten. Auf diese Weise kommen häufig „nach aufwärts wachsende“ Wurzeln zustande. Eine Wurzel von Aerides Fieldingi Lodd. ging an der vertikal stehenden Etiquette aus Aluminiumblech in die Höhe, um dann an der anderen Seite, allerdings nicht mehr dem Körper dicht anliegend, herab zu wachsen.[1])

Aus unseren Gewächshauskulturen könnten wir entnehmen, daſs fast alle der erwähnten Orchideen auſser ihren „Luftwurzeln“ auch „terrestrische“ besitzen; wenigstens wachsen gewisse stets in die den Pflanzen gebotene „Erde“ hinein, ja bei manchen sieht man überhaupt keine Wurzeln an die Luft treten. Trotzdem dürfen wir uns nicht verleiten lassen, sie mit denen unserer einheimischen „Erdorchideen“ gleichzustellen; denn die den Epiphyten in der Kultur gebotene „Erde“ ist nur ein loser Grus von Scherben, Sand, Kohle, Sphagnum etc. Namentlich de Janczewski (I) hat die Frage näher behandelt, ob sich die anatomische Struktur der in diese Erde hineingehenden Wurzeln von der in die Luft ragenden unterscheidet.

Er fand, daſs bei einigen überhaupt nicht wesentliche Veränderungen, bei anderen nur gewisse Unterschiede in der Form, auch etwas in der Struktur durch das veränderte Medium erzeugt werden. Aber das Charakteristikum der Luftwurzel, das Velamen, bleibt unter allen Umständen erhalten!

J. Costantin (I) hat weiterhin eine als Luftwurzel entstandene Wurzel von Vanda congesta Lindl. (= Acampe congesta Lindl.) gezwungen, in die Erde zu wachsen und auch nicht die Unterdrückung

---

1) Bei dem Besprengen der Orchideen mit Wasser bleibt häufig an den Wurzelspitzen ein Tropfen hängen. Dies kann natürlich auch an horizontal aufgebundenen der Fall sein. Wenn dann hier eine Krümmung eintritt, würde somit auch ein hydrotropischer Reiz in Frage kommen!

des Velamens erzielen können, es bleibt vielmehr „presque sans modifications“ (I pag. 144).

Zum Überflufs untersuchte ich noch eine solche „terrestrische“ Wurzel von Bletia verecunda Ait. genauer. Sie wies ein vierschichtiges Velamen auf und hatte keine Stärke in der Columella.

Wir wollen aber nun zu den wirklich in der Erde wachsenden Orchideen übergehen, deren Besprechung wir oben noch aufgeschoben hatten. Es könnten sich vielleicht hier Anhaltspunkte ergeben, wie etwa der Geotropismus der Luftwurzeln verloren gegangen ist.

Als Beispiel mag uns zunächst die Gattung Orchis dienen. Ich hatte Gelegenheit, etwa 15 Exemplare von O. maculata L. und 5 von O. Morio L. auf die Wurzeln genauer zu untersuchen. Die ersteren waren von einer Wiese mit lehmigem Untergrund aus der Umgegend von Heidelberg, die stellenweise in der Mitte sehr nafs und quellig, am Rande aber völlig trocken war. Orchis Morio hatte ich auf einer lehmigen, ziemlich trockenen Wiese bei Pfalzburg am Westabhange der Vogesen gesammelt. Ich dachte anfangs, dafs die Bodenfeuchtigkeit von Einflufs auf die Richtung der Wurzeln sein könnte. Doch war dies jedenfalls nicht nennenswert. Überall war ein Teil der Wurzeln unter verschiedenem Winkel büschelförmig nach unten gerichtet, manche gingen horizontal, einige auch schräg aufwärts, wie das übrigens auch schon aus Abbildungen bekannt ist.[1])

Immer waren im Periblem und in der ganzen Haube reichlich Stärkekörner, in letzterer besonders grofse, und die Zelle war häufig mit ihnen ziemlich vollgestopft. An irgend welche „Statolithenfunktion“ würde man unbefangen oft jedenfalls nicht gedacht haben. Aber es berührte natürlich stets ein Teil der Stärke die Hautschicht und eine geotropische Perception wäre demnach doch immer ermöglicht. Einen Unterschied zwischen den nach abwärts und den nach aufwärts gehenden bemerkte ich nicht. Wir haben zwei Möglichkeiten, die uns dies doch nicht zu Ungunsten der Statolithentheorie deuten lassen. Einmal kann wirklich schon die „Tendenz einer Unterdrückung der geotropischen Empfindlichkeit“ sich auch bei den Erdorchideen bemerkbar machen, dann aber eine Hyponastie bei den nach oben gehenden stärker als bei den unteren ausgebildet sein. Auch die zu Wurzelknollen auswachsenden Wurzeln verhalten sich anfangs ganz so in bezug auf die Haubenstärke wie die übrigen. Später wird ja allerdings die Haube hier ganz abgeworfen.

1) So nach Freidenfeldt (I) auch Fig. 8 bei Gymnadenia, Fig. 9 bei Epipactis.

Listera ovata R. Br. zeigte mir das nämliche wie die beiden Orchis-Arten.

Von gewissem Interesse erwies sich für mich Herminium Monorchis R. Br., die ich am Rande eines lehmigen Hohlweges von Wiesloch nahe bei Heidelberg sammelte. Wie uns Fig. 31 zeigt, gehen auch hier einige Wurzeln zuweilen ziemlich steil nach oben. In den gesehenen Exemplaren waren dies aber nur junge (a); während andere anfangs nach aufwärts, dann im Bogen nach unten verlaufen (b).

In den ersteren Wurzeln (a) sah ich schon sehr viele Stärkekörner im Periblem unregelmäfsig in den Zellen verteilt und erst ganz wenige, noch sehr feinkörnige gleichfalls ohne bestimmte Anordnung in der Haube, während die Stärke in den untersten Schichten des Periblems schon grobkörnig ist. Eine besondere „Columella“ hob sich nicht ab; im Periblem fielen weiterhin eine Menge Raphidenbündel auf.

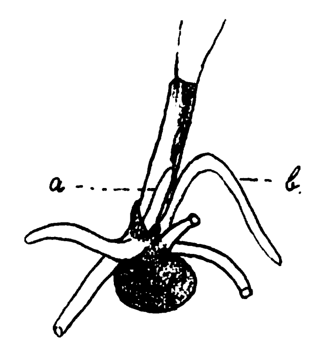


Fig. 31. Herminium Monorchis. Unterirdischer Teil der Pflanze. Bei *a* eine junge, nach aufwärts gewachsene Wurzel, bei *b* eine ältere, welche nach anfänglichem Emporwachsen später ihre Spitze nach unten gerichtet hat.

In den nach unten wachsenden Wurzeln hatten sich die Stärkekörner in der ganzen Haube beträchtlich vermehrt, waren auch viel gröfser als anfangs geworden und lagen teilweise als Statolithen im unteren Teile der Zelle, teils in der Mitte um den Kern. Dies fand ich bereits, wenn die Wurzel noch ziemlich kurz, erst 2 cm lang war.

Das Verhalten von Herminium erinnert uns also an das von Festuca und Poa auf Sandboden.

Wir hätten nun noch nach vermittelnden Übergängen zwischen den terrestrischen und epiphytischen Orchideen zu suchen. In erster Linie kämen dafür die drei zu den einheimischen Malaxideen gerechneten Pflänzchen in Betracht, die schon „Luftknollen“ besitzen und über die Goebel noch kürzlich (V pag. 94) genaueres veröffentlichte. Mir stand von ihnen durch die liebenswürdige Vermittlung meines Kollegen Professor Glück ein Exemplar von Liparis (Sturmia) Loeselii Rich. zur Verfügung. Die Wurzeln sind, worauf auch schon Irmisch (I pag. 156 ff.) und Goebel (V pag. 96 ff.) hinweisen, sehr reduziert; sie hatten nur noch das Ansehen von stärkeren Faserwurzeln, die zwar meist nach unten gingen, im Habitus aber den

ageotropischen Würzelchen höherer Ordnung glichen. Ich konnte mehrere Wurzelspitzen anatomisch studieren und fand Stärke nur in vereinzelten Körnchen, durchaus unregelmäfsig gelagert. Auch im Periblem fehlte die Stärke.

Bei Malaxis paludosa Sw. wird ja gar nur mehr eine einzige Wurzel angelegt.

Die früher gemachte Angabe, dafs die Malaxideenwurzeln ein „Velamen" besäfsen, hat schon Goebel als unrichtig nachgewiesen.

Auch sonst sind gewisse „Übergänge" in der oben erwähnten Richtung aus der Literatur bekannt. Schimper (I pag. 47) erwähnt, dafs bei einer epiphytischen Neottiee: Stenoptera, deren Verwandte alle terrestrisch sind, auch terrestrische Wurzeln vorkommen. Und das terrestrische Epidendrum cinnabarinum Salzm. und E. Schomburgkii Lindl. hat genau solche Wurzeln mit Velamen wie die übrigen epiphytischen Epidendren. Raciborski (I pag. 344) gibt weiterhin an, dafs eine Vanilla sp. (wahrscheinlich V. albida Blume) gewisse positiv geotropisch in den Boden wachsende Wurzeln besitzt, während andere in der Luft nach allen Richtungen gehen. Dafür, dafs die Pflanze noch erst auf einer Art Übergangsstufe zur epiphytischen Lebensweise steht, spricht auch die Tatsache, dafs Vanilla [nach Leitgeb (I) und Meinecke (I)] ein nur einschichtiges Velamen hat. Endlich erwähnt Pfitzer (II pag. 25) in seiner letzten gröfseren Publikation zwei Paphiopedilum-Arten, die auf Bäumen resp. Farnstämmen vorkommen, während ja bekanntlich alle übrigen der Gattung rein terrestrisch leben.

Die Orchideen haben sich jedenfalls als eine äufserst interessante Pflanzenfamilie für die Statolithentheorie gezeigt. Die Hauptsache bleibt natürlich noch zu erforschen. Mit meinen Ausführungen will ich auch nur andere Fachgenossen, die in der glücklichen Lage sind, das Material im Freien studieren zu können, zu weiteren Studien anregen.

Das eine darf wohl schon jetzt als sicher gelten: Eine „Tendenz", die Empfindung für den Schwerkraftsreiz zu unterdrücken, macht sich in der ganzen Familie, selbst bei einigen terrestrischen Pflanzen bemerkbar. Gleichfalls sehr verbreitet ist eine nicht typische Ausbildung oder völliges Fehlen des Statolithenapparates.

Kehren wir jetzt wieder zu unserer Besprechung der Luftwurzeln zurück und gehen wir zunächst zu der Familie der Araceen über. Bei ihnen ist ein Dimorphismus der Wurzeln häufig sehr ausgeprägt; besondere „Haft-" sind von den „Nähr"wurzeln zu unterscheiden.

Dieser Unterschied tritt in unseren Gewächshäusern allerdings oft nicht deutlich zutage,[1]) er wurde vielmehr erst von Schimper (I pag. 51 ff.) nach Beobachtungen in den Tropen klargestellt, und demzufolge sind leider (s. Went I pag. 25—26) die älteren Untersuchungen von Wiesner (I pag. 76 ff.) über ihren Helio- und Geotropismus nicht recht zu verwenden,[2]) da wir nicht wissen, mit welcher von beiden Wurzelkategorien er operierte. Ich will trotzdem erwähnen, dafs von 15 Aroideen bei vier ein stark ausgesprochener negativer Heliotropismus, bei den übrigen noch immer ein „deutlicher" gefunden wurde. Ebenso kommt ihnen ein starker positiver Hydrotropismus zu. Als negativ geotropisch erwiesen sich Philodendron eximium Schott, die jungen Wurzeln von Ph. Karstenianum Schott und vor allem das auch von Schimper (I) näher studierte Anthurium Hügelii Schott. In dem Gewächshausmaterial, das Lierau (I) zu Gebote stand, war bei letzterem aber ein Unterschied zwischen Haft- und Nährwurzeln überhaupt nicht zu bemerken.

Im übrigen sind die Nährwurzeln positiv geotropisch; zwar hat man dies ja schon längere Zeit angenommen, doch wurde es erst von Went (I pag. 28) für Pothos aurea Linden[3]) unter Lichtabschlufs nachgewiesen.

Für die Anatomie ist die Dissertation von Lierau (I) und die schon mehrfach genannte von Al. Richter (I) zu erwähnen. Wir können aus ihnen entnehmen, dafs Stärke in den Wurzeln reichlich zu bemerken ist, daneben viel Gerbstoff; oft sind auch in der Nähe der Spitze gewisse Zellen mit Anthocyan erfüllt. Vom Standpunkt der „Statolithentheorie" hat Němec (IV pag. 102, 111) die positiv geotropischen Luftwurzeln von Monstera deliciosa Liebm. und Anthurium lanceolatum Kunth studiert und ganz „normal" bewegliche Stärkekörner gefunden; die Bedeutung der Columella war hier sehr ausgeprägt zu beobachten.

Ich selbst habe aufser Monstera deliciosa noch die Nährwurzeln von Philodendron pinnatifidum Schott, Rhaphidophora decursiva Schott und Anthurium Veitchi Mast. untersucht. Überall streben sie mög-

1) Lierau (I pag. 14) sagt mit Recht: „Hier (d. h. in Europa) sind sie sorglich in Töpfe mit reichlicher Nahrung gepflanzt und haben sich dieser Lebensweise insofern angepafst, als sie gar nicht daran denken, Haftwurzeln zu bilden, sondern nur dann und wann eine Luftwurzel in den Boden treiben; sie sind also sämtlich Bodenpflanzen geworden."

2) Dies gilt in noch höherem Mafse für die Angaben von Morren (I pag. 855).

3) Doch war vielleicht die Spezies nicht richtig bestimmt.

lichst rasch die Erde zu erreichen; nur bei Philodendron sah ich einige zunächst eine Strecke horizontal gehen. Kommen übrigens die Wurzeln vor ihrem Eintritt in den Boden zufällig an einen festen Körper, so kriechen sie an diesem entlang und befestigen sich dort durch Wurzelhaare. Auf diese Weise wird durch den stärkeren Berührungsreiz die gerade durch den positiven Geotropismus gebotene Richtung abgelenkt.

Im Gegensatz zu den Orchideenluftwurzeln haben wir hier überall eine schöne Columella mit Stärkekörnern im physikalisch unteren Teile der Zelle. Bei einer jungen, schräg nach aufwärts gewachsenen Wurzel von Anthurium Warocqueanum Moore war die Stärke in der Haube noch ganz feinkörnig und unregelmäfsig verteilt, während die horizontal verlaufenden Wurzeln von Philodendron gröbere Körner aufwiesen. Doch fungierten auch letztere hier noch nicht als Statolithen und waren insbesondere meist um den Kern gelagert. Es konnte nach der Statolithentheorie eine geotropische Perception so nicht ausgelöst werden. Es wäre das also ganz dieselbe Erscheinung, die wir bei einigen Land- und Wasserwurzeln kennen lernten, dafs anfangs ein Autotropismus allein mafsgebend ist — und zu dieser Zeit fehlen noch Statolithen —, und dann erst später, wenn die vorhandenen Stärkekörner gröfser geworden und in den unteren Teil der Zelle gefallen sind, eine geotropische Perception und Reaktion ermöglicht wird.

Bei der Besprechung der Luftwurzeln aus den übrigen Familien können wir uns kurz fassen, da sie gegenüber den beiden grofsen Gruppen der Aroideen und Orchideen in den Hintergrund treten. Natürlich kommen noch eine grofse Anzahl Pflanzen in Betracht, die als Epiphyten wachsen; weniger werden nach H. Schenck (II) solche Wurzeln auch von den Lianen gebildet. Nicht überall, auch wo solche den Boden erreichen, wird von den Autoren ein positiver Geotropismus angenommen, so von Schimper (I pag. 52) nicht bei den Kakteen Symphysia guadelupensis Klotzsch und Schlegelia parasitica Griseb. Dagegen erklärt derselbe Forscher, ohne es allerdings experimentell zu begründen, wieder für positiv geotropisch die Luftwurzeln der Rubiacee Hillia parasitica Jacqu., der Melastomacee Blakea laurifolia Naud. (= Bl. pulverulenta Vahl), die Nährwurzeln von Clusia rosea Jacqu. (hier besitzt nur eine einzige Wurzel positiv geotropische Empfindlichkeit) und auch einige andere, die ich hier nicht alle aufzählen kann. Betreffs der Literatur verweise ich aufser auf Schimpers oft zitiertes Werk noch auf die schöne Bearbeitung von Went (I); über die heliotropische Reizbarkeit finden wir weitere

Angaben bei Wiesner in dessen grofser Heliotropismus-Monographie (I pag. 76 ff.).

Die Struktur der Wurzelhaube wird in all diesen Arbeiten nicht beschrieben. Nur Al. Richter (I pag. 44) gibt an, dafs in den langen fadenartig herabhängenden Luftwurzeln von Ficus Neumanni Cels. sich in der Haube reichlich Stärke vorfinde. Über die Lagerung sagt er aber nichts. Němec hat (IV pag. 110 ff.) sodann das zu den Urticaceen gehörige, schon mehrfach erwähnte Brosimum microcarpum studiert, dessen Wurzeln horizontal oder schief nach unten gehen. Hier fand er einen Statolithenapparat intakt, die Columella dabei schön abgegrenzt.

Ich selbst untersuchte noch die steil nach abwärts gerichteten Luftwurzeln von Vitis pterophora Baker und Zebrina pendula Schnizl.; in beiden waren die Stärkekörner der Haube in den physikalisch unteren Teil gefallen. Bei der zuletzt genannten Pflanze sah ich übrigens ein paar Male die ganze Haube in Degeneration. Ganz normal findet sich dieser Vorgang des Abwerfens der Haube in späterem Alter nach Jørgensen (I) bei gewissen Bromeliaceen, deren eigentümlichen Wurzelverlauf im Inneren des Stammes wir schon oben kennen lernten. Schimper sagt nun auch ausdrücklich (I pag. 68), dafs die Wurzeln der epiphytischen Bromeliaceen nur noch die Funktion von Haftorganen haben, und Goebel vergleicht sie ebenso (IV pag. 470) direkt mit „Haftwurzeln".

Bei einigen Tillandsia-Arten ist eine Wurzel ja sogar überhaupt nicht ausgebildet. Es scheint mir auch in diesem Falle nicht „zufällig" zu sein, dafs bei der Reduktion dieser ageotropischen Wurzeln zuerst die Haube verschwindet.

Als letzte Gruppe hätten wir hier noch die „Haftwurzeln" anzuschliefsen, die nach den Untersuchungen von Chas. Darwin (I), Schimper (I), Goebel (III), Went (I) u. a. bekanntlich nicht mehr geotropisch empfindlich sind. Es ist allerdings für gewisse die Vermutung ausgesprochen, dafs sich bei ihnen ein „Transversalgeotropismus" bemerkbar mache (Haberlandt I pag. 162), doch ist diese Annahme zurzeit noch kaum gerechtfertigt.

Auf das Vorkommen von Statolithen hat der letztgenannte Forscher (Haberlandt IV pag. 461) verschiedene Wurzeln aus der ganzen Kategorie bereits studiert. Er fand, dafs bei Hedera Helix L. und Marcgravia dubia H. B. et K. (= M. umbellata L.) die Haube völlig stärkefrei ist und sich ebensowenig im Urmeristem des Wurzelkörpers Stärke vorfindet. Bei Hoya carnosa R. Br. und Ficus

repens[1]) ist das nämliche bei der Columella der Fall, nur die äufsersten Schichten der Haube besitzen nichtbewegliche, unregelmäfsig zerstreute Stärkekörner, die häufig namentlich um den Kern gelagert sind. Ähnliches hatten wir ja bei gewissen Orchideenluftwurzeln z. B. von Oncidium sphacelatum gesehen.

Die Aroidee Pothos cordatus[1]) endlich weist in den äufsersten Schichten der Wurzelhaube am Scheitel wie an den Seiten ziemlich grofse, runde, zusammengesetzte Stärkekörner auf, die dem Einflufs der Schwerkraft nicht unterworfen sind. Sie liegen fast immer an den inneren Zellwänden, so dafs an horizontal gehenden Haftwurzeln die Stärkekörner auf der oberen Flanke der Haube den physikalisch unteren, auf der unteren Flanke den physikalisch oberen Zellwänden angeschmiegt sind.

Wir können zuweilen beobachten, wie auch in unseren Kulturen noch Wurzeln angelegt werden, welche wohl den Haftwurzeln gleichzustellen sind, auch wenn sie nicht Gelegenheit finden, sich an einen festen Gegenstand anzulegen. So sah ich einmal solche Wurzeln, im Aussehen den Haftwurzeln gleichend, bei Anthurium Veitchi in Menge über den Erdboden treten und nach allen Richtungen orientiert. Statolithen fehlten der Haube vollständig, dagegen waren reichlich Chlorophyllkörner, in gewissen Zellen auch Raphiden, vorhanden. Nur in den äufsersten, im Absterben begriffenen Zellen waren Stärkekörner in unregelmäfsiger Verteilung.

Wir sind am Ende unserer Untersuchungen und hoffen, wenigstens die verschiedenen „Typen“ der nicht oder wenig geotropischen Wurzeln einigermafsen vollständig vorgeführt zu haben. Leider mangelte es so oft an dem entsprechenden Materiale, und ebenso wissen wir häufig nicht, ob die in unseren Gewächshäusern gezogenen Pflanzen in ihrer Heimat nicht manche Verschiedenheiten in Bau, Wachstum und Funktion der Wurzeln zeigen, dafs auch hier wohl die Hauptarbeit noch erst zu tun sein wird, bis wir endgiltig über die geotropische Empfindlichkeit und das Vorkommen von Statolithen unterrichtet sein werden. Von besonderem Interesse, um das auch hier nochmals zu wiederholen, dürften gerade die Luftwurzeln der Orchideen für unsere Frage sein.

1) Im „Kew Index“ finden sich fünf verschiedene Ficus repens angeführt, darunter auch zwei mit dem Autorzitat „Hort.“. Es ist nicht zu ersehen, welche Pflanze Haberlandt untersuchte. Desgleichen werden drei Pothos cordatus aufgezählt.

Zum Schlufs wollen wir die Hauptergebnisse kurz rekapitulieren:

A. Erdwurzeln.

1. Primäre Adventivwurzeln, welche keine oder nur eine geringe geotropische Reaktion zeigen, sind auch bei Erdpflanzen viel weiter verbreitet als man gewöhnlich denkt.

2. Wir können hier etwa unterscheiden (siehe pag. 25/26):

a) Wurzeln dauernd ageotropisch:

I. Typus Arum: Wurzeln aufwärtsgehend; Stärkekörner in der Haube fehlend.

II. Typus Salix (als Ausnahme auch bei Zea): Wurzeln aufwärtsgehend oder schräg verlaufend; Stärkekörner in der Haube fehlend oder wenige unregelmäfsig verteilt.

III. Typus Epimedium: Wurzeln unregelmäfsig nach allen Seiten; Stärkekörner in der Haube reichlich vorhanden, unregelmäfsig verteilt.

b) Wurzeln zeitweise ageotropisch:

IV. Typus Festuca-Poa: Wurzeln anfangs viele anscheinend autotrop, dabei einige auch direkt nach aufwärts, später alle abwärts positiv geotropisch; Stärkekörner in der Haube anfangs ziemlich unregelmäfsig verteilt, später regelmäfsig gelagert, als Statolithen fungierend.

V. Typus Leontice: Wurzeln anfangs anscheinend autotrop, die von der oberen Seite der Knolle nach aufwärts gehend, später dieselbe Lage behaltend, aber anscheinend mit „geotropischem Eigenwinkel" wachsend; Stärkekörner in der Haube anfangs keine, dann wenige unregelmäfsig verteilt, später regelmäfsig im unteren Teil der Zellen mit Statolithenfunktion.

3. Parasitische Pflanzen zeigen wie in ihrem ganzen Wurzelhabitus, so auch namentlich was die Haube anbelangt, eine weitgehende Reduktion. Auch bei Saprophyten ist die Calyptra oft nur sehr rudimentär, bei anderen normal und reichlich mit Stärke versehen, doch ist diese dann unregelmäfsig in der Zelle verteilt. Ein Geotropismus ist in diesen Wurzeln nicht mehr ausgeprägt.

4. Die „Kurzwurzeln" von Aesculus Hippocastanum, die keine Haube mehr besitzen, sind geotropisch nicht empfindlich. Stärkekörner fehlen hier stets.

5. Durch stärkere Reize, z. B. hydro- oder traumatotropische, kann in geotropisch reaktionsfähigen Wurzeln letztere Reaktion verhindert werden, in Erscheinung zu treten. Die Anordnung der als

Statolithen dienenden Stärkekörner bleibt dabei unverändert, aufser bei Verletzung der stärkehaltigen Zellen selbst.

6. bei Abschneiden der Hauptwurzel und Ersatz durch eine Nebenwurzel geht Hand in Hand mit der geotropischen „Umstimmung“ auch eine Beschleunigung in der Ausbildung des Statolithenapparates vor sich.

B. Pneumathoden und Wasserwurzeln.

7. Die „Pneumathoden“ von Phoenix canariensis und Jussieua zeigen ausgesprochene Statolithen, wahrscheinlich wie die analogen Gebilde bei den Mangrovepflanzen, auch negativen Geotropismus. Die Entstehung dieser nach aufwärts wachsenden Wurzeln ist wohl auf den Reiz des Wassers zurückzuführen. In Cyperus Papyrus lernten wir eine Pflanze kennen, welche aufser einigen steil nach oben verlaufenden auch einige über die Erde in anderem Winkel hervortretende besitzt, sich also event. erst „auf dem Wege der geotropischen Umstimmung“ befindet.

8. Bei vielen Wasserpflanzen ist eine geotropische Reaktion der Wurzel nicht mehr ersichtlich. Bei Eichhornia crassipes sind auch keine Statolithen, während solche bei der habituell ähnlichen Pistia Stratiotes vorkommen. Ebenso sind sie bei Nelumbium und Trapa (Nebenwurzeln I. Ordnung) vorhanden; hier sind aber die Spitzen der Wurzeln auch noch nach abwärts gekrümmt. Wir haben somit eine Reihe vor uns, die uns das Verschwinden der geotropischen Reizbarkeit verständlich machen kann.

C. Luftwurzeln.

9. In den Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen beobachtete ich nie Statolithen; die meisten sind wohl stark negativ heliotropisch und positiv hydrotropisch, aber sicher nicht mehr geotropisch; andere schienen (am ausgesprochensten Laelia anceps) sich geotropisch zu krümmen, doch konnte man bei Lichtabschlufs trotz guten Wachstums zuweilen jede Krümmung ausschliefsen, in anderen Fällen noch eine ziemlich flache Beugung veranlassen.

10. Jedenfalls tritt eine Krümmung der Orchideenluftwurzeln bei Lageveränderung ungemein langsam ein. Soweit dabei geotropische Vorgänge im Spiele sind, dürften die Chlorophyllkörner der Haube genügen, um als Statolithen zu dienen.

11. Statolithenapparat und geotropische Reaktion fehlen auch den Luftwurzeln, die man zwingt in der Erde zu wachsen.

12. Es war interessant zum Vergleich mit den Luftwurzeln der Epiphyten zu sehen, wie sich unsere einheimischen terrestrischen

Orchideen in dem uns beschäftigenden Punkte verhalten würden. Zwar sind bei ihnen die Hauben noch mit Stärkekörnern erfüllt, doch ist auch hier eine Tendenz unverkennbar, den Statolithenapparat zu unterdrücken. Damit würde auch das Wachstum der Wurzeln nach verschiedenen Richtungen gut übereinstimmen.

13. Bei der noch „terrestrisch" lebenden Liparis Loeselii, die schon Luftknollen besitzt, glich auch die Beschaffenheit der Haube und die geotropische Empfindlichkeit der Wurzeln sehr der der Epiphyten.

14. Im Gegensatz zu den Orchideen sind gewisse Luftwurzeln der Aroideen („Nährwurzeln") deutlich positiv geotropisch und haben auch Statolithen. Beides fehlt dagegen den „Haftwurzeln".

15. Auch bei Luftwurzeln an Pflanzen aus anderen Familien (Vitis, Zebrina) finden sich in der Columella leicht bewegliche Stärkekörner.

---

16. Schliefslich können wir noch hervorheben, dafs die unter Punkt 2b bei „Typus IV" der Erdwurzeln erwähnte Erscheinung, dafs anfangs Wachstum in beliebiger Richtung und Mangel eines Statolithenapparates, erst später positiver Geotropismus und Vorhandensein von Statolithen konstatiert wird, sich sowohl bei Erd- als auch bei Wasser- (Veronica, Cicuta) und Luftwurzeln (Aroideen) vorfindet.

Heidelberg, botanisches Institut, den 20. Juli 1904.

Zusatz bei der Korrektur.

Inzwischen hatte Herr Lehrer Plettke aus Geestemünde die Liebenswürdigkeit, mir einige Exemplare von Carex arenaria zu übersenden, die ich zum Teil zum Zwecke der weiteren Beobachtung im Friedrichsfelder Walde auf Sand ansiedelte. Auch habe ich Ende August ds. Js. selbst auf der Kurischen Nehrung bei Sarkau genannte Pflanze zahlreich im Dünensande wachsend gefunden. Die von Johan Erikson (I) geschilderten oberflächlichen Wurzeln sah ich nicht nur steil nach aufwärts, sondern auch nach allen möglichen anderen Richtungen verlaufen. Stets sind sie in ein überaus fein verzweigtes Wurzelsystem aufgelöst und die Endwürzelchen dabei nach allen Seiten orientiert. Die Enden irgendwelcher „Primärwurzeln" waren meist kaum von anderen zu unterscheiden. Eine mikroskopische Untersuchung lehrte mich, dafs „Statolithen" immer in der Haube völlig fehlen. Wie ich schon oben vermutete, sind die Wurzeln ohne Zweifel ageotropisch und nicht negativ geotropisch. Der Typus von Carex arenaria liefse sich wohl an den von Epimedium oder den gewisser Saprophyten (Pirola) in unserer Übersicht anschliefsen.

Erwähnt mag noch im Anschlufs an die Ausführungen auf pag. 23 werden, dafs ich auch bei so typischen Sandpflanzen des Meeresstrandes, wie Cakile maritima Scp. oder Ammadenia peploides Rupr. es sind, nach oben wachsende Wurzeln nicht konstatierte.

Angabe der benutzten Literatur.

1. Areschoug I, Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. Acta Lundiana Bd. 31. 1895.
2. Arloing I, Recherches anatomiques sur le bouturage des Cactées. Ann. d. scienc. nat. bot. 6 sér. t. 4. 1876.
3. Bennett I, Are roots aerotropic? Bot. Gazette vol. 37. 1904.
4. Clos I, Indifférence dans la direction des racines adventives d'un Cierge. C. Rend. t. 79. 1874.
5. Costantin I, Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines. Ann. d. scienc. nat. bot. 7 sér. t. 1. 1885.
6. Czapek I, Untersuchungen über Geotropismus. Pringsheims Jahrbücher Bd. 27. 1895.
7. — II, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 32. 1898.
8. — III, Über den Vorgang der geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19. 1901.
9. Czapek IV, Stoffwechselprozesse bei hydrotropischer und bei phototropischer Reizung. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 21. 1903.
10. Darwin Chas. I, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. Deutsch von J. V. Carus. Stuttgart 1876.
11. Darwin Fr. I, The statolith-theory of geotropism. Proc. of the royal Soc. vol. 71. 1903.
12. Duchartre I, Note sur un cas d'abolition du géotropisme. Bull. de la Soc. bot. de France t. 35. 1888.
13. Erikson Johan I, Studier öfver Sandfloran i östra Skåne. Bih. till K. Svensk. Vet. Akad. Handl. Bd. 22 Afd. III No. 3. 1896. (Eine „Vorl. Mitteilung": Über negativ geotropische Wurzeln bei Sandpflanzen in Bot. Centralbl. Bd. 61. 1895.)
14. Fitting I, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Pringsheims Jahrbücher Bd. 38. 1903. (Hab.-Schrift Tübingen.)
15. Freidenfeldt I, Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. I. Über die Formbildung der Wurzel vom biol. Gesichtspunkte. Flora Bd. 91. 1902.
16. Friedrich I, Über eine Eigentümlichkeit der Luftwurzeln von Acanthorrhiza aculeata Wendl. Acta Hort. Petrop. t. 7. 1880.
17. Goebel I, Über die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 4. 1886.
18. — II, Bemerkung zu der Abhandlung von L. Jost: „Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen." Bot. Ztg. Bd. 45. 1887.
19. — III, Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1889—1893.
20. — IV, Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena 1898—1901.
21. — V, Zur Biologie der Malaxideen. Flora Bd. 88. 1901.
22. Guillon I, Sur le géotropisme des racines de la vigne. C. Rend. t. 132. 1901.

23. Haberlandt I, Eine botanische Tropenreise. Indomalayische Vegetationsbilder und Reiseskizzen. Leipzig 1893.
24. — II, Über die Perception des geotropischen Reizes. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 18. 1900.
25. — III, Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.
26. — IV, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Pringsheims Jahrbücher Bd. 38. 1903.
27. de Janczewski I, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées Ann. d. scienc. nat. bot. 7 sér. t. 2. 1885.
28. Jørgensen I, Bidrag till Rodens Naturhistorie. Bot. Tidskrift 3. Reihe Bd. 1 u. 2. 1878 u. 1879. Ref. in Bot. Jahresber. 1878 I pag. 43 und 1879 I pag. 79.
29. Jost I, Ein Beitrag zur Kenntnis der Atmungsorgane der Pflanzen. Bot. Ztg. Bd. 45. 1887. (Dissert. Strafsburg.)
30. — II, Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. Biol. Centralbl. Bd. 22. 1902.
31. Irmisch I, Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
32. Kamieński I, Die Vegetationsorgane der Monotropa Hypopitys L. Bot. Ztg. Bd. 39. 1881.
33. Karsten G. I, Über die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel. Eine morphologisch-biologische Studie. Bibl. bot. Heft 22. 1891.
34. Kerner von Marilaun I, Pflanzenleben. Bd. 1. Leipzig 1888.
35. Klein und Szabó I, Zur Kenntnis der Wurzeln von Aesculus Hippocastanum. Flora Bd. 63. 1880.
36. Kny I, Einflufs der Schwerkraft auf die Anlegung von Adventivwurzeln und Adventivsprossen. Sitz.-Ber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin v. 21. III. 1876.
37. Koch L. I, Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen. Hansteins bot. Abh. Bd. 2 Heft 3. 1874.
38. — II, Untersuchungen über die Entwicklung des Samens der Orobanchen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 11. 1877. (Hab.-Schrift Heidelberg.)
39. Leitgeb I, Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. Bd. 24. Wien 1865.
40. Lierau I, Über die Wurzeln der Araceen. Englers Jahrbücher Bd. 9. 1888. (Dissert. Berlin.)
41. Meinecke I, Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen. Flora Bd. 78. 1894. (Dissert. Heidelberg.)
42. Miehe I, Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 37. 1902. (Hab.-Schr. Leipzig.)
43. Molisch I, Über die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch Gase (Aerotropismus). Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl. Bd. 90 I. Abt. Wien 1884.
44. Morren I, De la sensibilité et des mouvements chez les végétaux. Bull. de l'acad. roy. d. scienc. des lettres et des beaux-arts de Belgique 3 sér. t. 10. 1885.
45. Němec I, Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 18. 1900.

46. Němec II, Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln. Fünfstücks Beiträge zur wiss. Botan. Bd. 4. 1900.
47. — III, Über das Plagiotropwerden orthotroper Wurzeln. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 19. 1901.
48. — IV, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 36. 1901.
49. — V, Die Perception des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.
50. — VI, Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 17. 1904.
51. Newcombe I, Thigmotropism of terrestrial roots. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 17. 1904.
52. Noll I, Über heterogene Induktion. Versuch eines Beitrags zur Kenntnis der Reizerscheinungen der Pflanzen. Leipzig 1892.
53. — II, Das Sinnesleben der Pflanzen. Ber. d. Senckenberg. naturf. Ges. zu Frankfurt a. M. 1896.
54. — III, Über Geotropismus. Pringsheims Jahrbücher Bd. 34. 1900.
55. — IV, Über den bestimmenden Einfluſs von Wurzelkrümmungen auf Entstehung u. Anordnung d. Seitenwurzeln. Landwirtsch. Jahrb. Bd. 29. 1900.
56. — V, Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landwirtsch. Jahrb. Erg.-Bd. 1. 1901.
57. — VI, Zur Kontroverse über den Geotropismus. Ber. d, D. bot. Ges. Bd. 20. 1902.
58. Pearson I, Anatomy of the seedling of Bowenia spectabilis Hook. f. Annals of Botany vol. 12. 1898.
59. Pfeffer I, Pflanzenphysiologie Bd. 2. Leipzig 1904.
60. Pfitzer I, Über zwergartige Bulbophylleen mit Assimilationshöhlen im Innern der Knollen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 2. 1884.
61. — II, Orchidaceae—Pleonandrae. Aus A. Engler, Das Pflanzenreich Heft 12. Leipzig 1903.
62. Piccard I, Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Pringsheims Jahrbücher Bd. 40. 1904.
63. Raciborski I, Biologische Mitteilungen aus Java. Flora Bd. 85. 1898.
64. Regel I, Leontice Alberti. Gartenflora Jahrg. 1881.
65. Reinke I, Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Hansteins bot. Abhandl. Bd. I Heft 3. 1871.
66. Richter Aladár I, Physiologisch-anatomische Untersuchungen über Luftwurzeln mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelhaube. Bibl. bot. Heft 54. 1901.
67. Rimbach I, Über die Lebensweise des Arum maculatum. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 15. 1897.
68. — II, Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 17. 1899.
69. Russow I, Über Wurzelbildung im Innern hohler (kernfauler) Birkenstämme. Sitz.-Ber. d. Dorpater naturf. Ges. Okt. 1880.
70. Sachs I, Ablenkung der Wurzel von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch feuchte Körper. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg I. 1871.
71. — II, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg I. 1873—74.

72. Sachs III, Über latente Reizbarkeiten. Flora Bd. 77. 1893.
73. Schenck I, Über das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Pringsheims Jahrbücher Bd. 20. 1889.
74. — II, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. I. Teil. Botanische Mitteilungen aus den Tropen Heft 4. Jena 1892.
75. Schimper I, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Botanische Mitteilungen aus den Tropen. Heft 2. Jena 1888. („Vorl. Mitteilung": Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Centralbl. Bd. 17. 1884.)
76. Schröder H. I, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Beih. z. bot. Centralbl. Bd. 16. 1903.
77. Schumann I, Negativ geotrope Wurzeln. Monatsschrift für Kakteenkunde Bd. 13. 1903. (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 93 pag. 510. 1903.)
78. Scott Rina und Sargent Ethel I, On the development of Arum maculatum from the seed. Annals of botany vol. 12. 1898.
79. Stahl I, Einfluſs des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 2. 1884.
80. Tischler I, Die Berberidaceen und Podophyllaceen. Versuch einer morphologisch-biologischen Monographie. Englers Jahrbücher Bd. 31. 1902. (Habil.-Schrift Heidelberg.)
81. Tondera I, Beitrag zur Kenntnis des funktionellen Wertes der Stärkescheide. Bull. de l'acad. d. scienc. de Cracovie, math.-naturw. Kl. 1903. (Ref. Bot. Centralbl. Bd. 95 pag. 122. 1904.)
82. Treub I, Sur les urnes du Dischidia Rafflesiana. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg vol. 3. 1883.
83. Vöchting I, Über Organbildung im Pflanzenreiche Bd. 1. Bonn 1878.
84. Volkens I, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste auf Grund anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1885.
85. Waage I, Über haubenlose Wurzeln der Hippocastanaceen und Sapindaceen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 9. 1891.
86. Went I, Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg vol. 12. 1895.
87. Wieler I, Die Funktion der Pneumathoden und des Aerenchyms. Pringsheims Jahrbücher Bd. 32. 1898.
88. Wiesner I, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Eine physiologische Monographie, Teil 2. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 43. Wien 1882.
89. — II, Untersuchungen über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln (Darwin'sche und geotropische Wurzelkrümmungen). Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 89 Abt. I. Wien 1884.
90. — III, Zur Physiologie von Taeniophyllum Zollingeri. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 106 Abt. I. Wien 1897.
91. — IV, Studien über den Einfluſs der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. 111 Abt. I. Wien 1902.
92. Wittrock I, Einige Beiträge zur Kenntnis der Trapa natans L. Bot. Centralbl. Bd. 31. 1887.

Über die Heterorhizie bei Dikotylen.

Von A. Tschirch.

Mit 16 Abbildungen.

Es ist eine bekannte Erscheinung, dafs die Wurzel sehr verschiedene Funktionen besitzen kann. In erster Linie wird sie allerdings stets einerseits der Befestigung der Pflanze im Boden, anderseits der Aufnahme der gelösten anorganischen Bodenbestandteile dienen. Es gibt aber noch eine Menge anderer Wurzeln, die besonderen Funktionen angepafst sind. K. Goebel führt in seiner Organographie der Pflanzen folgende auf:

1. Atemwurzeln (Pneumatophoren) der Sumpfpflanzen,
2. Assimilationswurzeln und sprofsbildende Wurzeln der Podostemaceen,
3. Luftwurzeln der Cycadeen,
4. Wurzeln der Epiphyten:
   a) Haftwurzeln (einige Orchideen),
   b) Assimilationswurzeln (einige Orchideen),
   c) Haftwurzeln (Tillandsia),
5. Kletterwurzeln, bisweilen Haft- und Nährwurzeln getrennt (Epheu),
6. Wurzeln als mechanische Schutzorgane, Dornwurzeln (Myrmecodia),
7. Speicherwurzeln.

Immerhin sind alle die genannten, besonderen Funktionen angepafsten Wurzeln eben Besonderheiten und meist auf bestimmte Familien oder gar Arten beschränkt. Nur den Charakter als Speicherwurzel vermag jede perennierende Wurzel einer mehrjährigen Pflanze anzunehmen, wenigstens als Nebenfunktion während des Winters (Levisticum, Angelica). Doch wird man als Speicherwurzeln κατ' ἐξοχήν wohl nur jene bezeichnen, die durch ausgeprägte, mehr oder weniger knollige Verdickung den Charakter eines Speicherorganes annehmen.

Zu den genannten Wurzeltypen treten nun noch die neuerdings, besonders von Rimpach, näher untersuchten sog. Zugwurzeln. Dieselben sind contractil. Sie vermögen die oberirdische Pflanze in den Boden hineinzuziehen, dienen daher weder der Befestigung, noch der Ernährung oder Speicherung, sondern einer besonderen Funktion. Sie ziehen sich in der Längsrichtung zusammen, führen wenig oder gar kein mechanisches Gewebe, dagegen reichlich Parenchym. Rimpach fand dieselben (neben Nährwurzeln) bei Scilla bifolia, Ornitho-

galum nutans, Crocus Imperati, Trigidia pavania, Gladiolus communis, Oxalis lasiandra u. a., also besonders bei Monokotylen.

Ich glaube, dafs sie viel weiter verbreitet sind und (allerdings als Nebenfunktion) auch bei vielen perennierenden Dikotylenwurzeln vorkommen. Wenigstens deutet die krause Beschaffenheit, die vielen, dicht übereinander liegenden, querverlaufenden, zarten Ringwulste, die man am Wurzelkopfe vieler perennierender Wurzeln findet und die keineswegs Blattnarben sind, darauf, dafs wenigstens der obere Teil vieler Dikotylenwurzeln auch contractile Eigenschaften besitzt. Doch bin ich dieser Erscheinung nicht weiter nachgegangen und habe nur auf einige derartige Befunde in meinem Anatomischen Atlas hingewiesen.

Die Frage, welche ich in Gemeinschaft mit Herrn Neuber näher studiert habe, ist eine andere. Sie betrifft die Heterorhizie bei den Dikotylenwurzeln.

Es war mir bei Valeriana officinalis aufgefallen, dafs ein und dieselbe Pflanze zwei gänzlich verschieden gebaute Wurzeln besafs. Ich habe den Befund in dem von mir gemeinsam mit Prof. Oesterle herausgegebenen Anatomischen Atlas wie folgt beschrieben:

Die jüngsten Wurzeln zeigen meist einen triarchen Bau — tetrarche, pentarche, heptarche und oktarche sind seltener —, doch kommen auch diarche vor. Der Gefäfsteil der radialen Bündel liegt central, die Strahlen stofsen im Centrum der Wurzel aneinander, so dafs bei den jüngsten Wurzeln ein Mark nicht sichtbar ist. Mit den primären Gefäfsstrahlen alternieren die primären Siebbündel. Späterhin freilich pflegen die Gefäfse in der Mitte auseinander zu weichen. Es schiebt sich Parenchym ein und die fertige ältere Wurzel enthält ausnahmslos Mark. Bei den jüngsten Wurzeln umgibt den polyarchen Gefäfsbündelcylinder zunächst das einschichtige Perikambium und dann die ebenfalls einschichtige Endodermis, deren Wände verkorkt sind. Nach aufsen folgt dann die sehr stärkereiche primäre Rinde und zu äufserst liegt eine reichlich Wurzelhaare führende Epidermis und unter dieser ein einreihiges, aus verkorkten, ätherisches Öl führenden Zellen bestehendes Hypoderm. Bei älteren Wurzeln geht der primär radiale Bau der Bündel in den kollateralen Bau über, indem in dem Verbindungsgewebe, zwischen Gefäfs- und Siebteil ein sekundäres Meristem, ein Kambiumstreif sich bildet, der sich bei Valeriana nicht über die Gefäfsstrahlen hin fortsetzt. So entsteht ein im Querschnitt in Wellenlinie ringsum laufender, nur an den primären Gefäfsstrahlen durch ein oder zwei Markstrahlzellen unterbrochener Verdickungsring. Dies Stadium ist oft noch bei ziemlich dicken Wurzeln zu sehen

(Fig. 1). Durch die Tätigkeit des Kambiums wird nunmehr sekundäres Holz und sekundärer Siebteil erzeugt. Beide liegen hier zwischen je zwei primären Gefäfsstrahlen. Durch die eben erwähnte Erscheinung, dafs Kambium über den primären Gefäfsstrahlen nicht erzeugt wird, wird es bedingt, dafs die letzteren nicht, wie dies sonst der Fall ist, nach innen geschoben werden und schliefslich die Markkrone bilden, sondern an der Peripherie liegen bleiben und durch einige Zellen, die man als primäre Markstrahlen betrachten kann, mit Perikambium und Endodermis verbunden bleiben. Die Bildung sekundärer Gefäfs- und Siebteile pflegt nicht sehr ausgiebig zu sein.

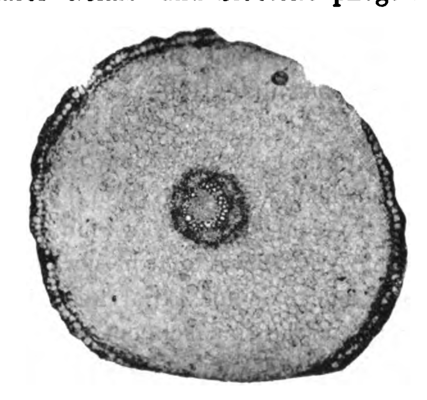


Fig. 1. Ernährungswurzel von Valeriana officinalis. Durchm. 2,43 mm.



Fig. 2. Befestigungswurzel von Valeriana officinalis. Durchm. 2,65 mm.

So verhält es sich mit dem Bau und der Entwicklung zahlreicher Wurzeln. Nun zeigen aber andere Wurzeln ein wesentlich anderes Bild (Fig. 2). Hier hat sich der Holzkörper in der gewöhnlich bei Wurzeln zu beobachtenden Weise weiter entwickelt, d. h. es sind die primären Gefäfsstrahlen durch reichlich sich entwickelnde Holzteile nach innen geschoben und in ihrer Lage nur noch an den nunmehr breiten primären Markstrahlen zu erkennen. Der breite Holzkörper ist von einem schmalen, ringsum laufenden Siebteile umgeben; das Kambium bildet nahezu eine Kreislinie. Dieser Fall, der sich namentlich bei den derben Wurzeln, welche die hohen stengeltragenden Nebenknollen im Boden befestigen, findet und hier sich bis weit hinunter gegen die Wurzelspitze hin verfolgen läfst — ich fand ihn noch in Wurzeln von nur 1 mm Durchmesser —, scheint von mechanischen Ursachen bedingt zu sein. Es ist klar, dafs so gebaute Wurzeln sehr viel zugfester sind als die anderen, also besser geeignet, die grofsen Stengel im Boden zu befestigen.

Ich habe dann später, gelegentlich der Studien, die ich mit Herrn Clair Dye über die Entwicklungsgeschichte verschiedener unterirdischer Organe ausführte, den der Ernährung dienenden Wurzeln den Namen „Ernährungswurzeln“, den der Befestigung dienenden den Namen „Befestigungswurzeln“ gegeben. Die Bezeichnungen „Nährwurzeln“ und „starre Haftwurzeln“, deren sich Rimpach bedient, scheinen mir weniger geeignet.

Die ganze Erscheinung, dafs ein und dieselbe Pflanze Wurzeln mit verschiedener Funktion und dementsprechend verschiedenem Bau bildet, mag als Heterorhizie bezeichnet werden, ein Wort, das ähnlich wie Heterophyllie gebildet ist.

Diese Heterorhizie ist, wie unsere Untersuchungen lehren, eine bei den Dikotylen weit — man kann fast sagen, allgemein — verbreitete Erscheinung. Der Fall ist relativ selten, wo eine und dieselbe Wurzel sowohl der Ernährung wie der Befestigung dient.

In untergeordneter Weise werden ja auch die Befestigungswurzeln der Ernährung dienen, besonders natürlich im Jugendstadium und etwas dienen natürlich auch die Ernährungswurzeln der Befestigung. Aber die Arbeitsteilung ist doch in einem viel umfangreicheren Mafse durchgeführt als man auf den ersten Blick anzunehmen geneigt ist.

Wir haben ein grofses Material durchmustert, Vertreter von möglichst vielen verschiedenen Familien zum Vergleiche herangezogen und Wurzeln von möglichst gleicher Dicke mit einander verglichen. Das Ergebnis war fast überall das nämliche. Die Heterorhizie ist bei den Dikotylen eine weit verbreitete Erscheinung.

Einige Beispiele mögen den Sachverhalt erläutern.

Mentha piperita.

(Fig. 3 und 4.)

Diese Pflanze zeigt den Unterschied zwischen Ernährungs- und Befestigungswurzel in ausgeprägter Weise.

Ernährungswurzel. Dieselben sind ursprünglich pentarch-oktarch. Später umgibt ein Kreis von oft acht Bündeln ein grofses Mark. Die Rinde ist breit.

Befestigungswurzel. Im Centrum liegt ein kräftig entwickelter, strahlig gebauter Libriformcylinder. Die Rinde ist schmal.

Der Durchmesser des Gefäfsteilcylinders der Befestigungswurzel ist bei gleichem Wurzeldurchmesser stets gröfser als der Durchmesser

des Centralcylinders (incl. Mark) der Ernährungswurzel, wie folgende Zahlen zeigen.

Ernährungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders (incl. Mark)
1,98 mm	0,55 mm
1,45 „	0,45 „
1,80 „	0,50 „





Fig. 3. Ernährungswurzel von Mentha piperita. Durchm. 1,98 mm.



Fig. 4. Befestigungswurzel von Mentha piperita. Durchm. 2,05 mm.

Befestigungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Gefäfscylinders
1,65 mm	0,95 mm
2,25 „	1,75 „
2,05 „	1,45 „

Bisweilen beobachtet man hier ein Übergangsstadium: Verhältnismäfsig grofser Holzcylinder und ziemlich grofses Mark, d. h. also Wurzeln, die gewissermafsen beiden Funktionen angepafst sind.

Arnica montana.

(Fig. 5 u. 6).

Bei dieser Pflanze tritt der Unterschied zwar auch deutlich, aber nicht so kräftig hervor wie bei Mentha. Vergleicht man annähernd gleich dicke Wurzeln, so findet man einmal solche mit centralem Libriformstrang und nie mehr als tetrarchem Bündel, und dann solche ohne Libriformstrang mit relativ grofsem Mark und tetrarchem bis hexarchem Bündel.

Ernährungswurzel. Das meist di-triarche Bündel verbleibt lange im primären Bau, d. h. die Einzelbündel bleiben radial. Sie bilden oft einen Stern um das Mark.

Befestigungswurzel. Das Bündel geht frühzeitig in den sekundären Bau über, frühzeitig bildet sich auch Libriform im Centrum. Schliefslich liegt in der Mitte ein relativ breiter Libriformstrang.

Das Verhältnis des Durchmessers der ganzen Wurzel zum Durchmesser des Gefäfsbündelcylinders ist bei Arnica ein anderes wie bei Mentha, wie folgende Zahlen zeigen.



Fig. 5. Ernährungswurzel von Arnica montana. Durchm. 1,45 mm.



Fig. 6. Befestigungswurzel von Arnica montana. Durchm. 1,45 mm.

Ernährungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,45 mm	0,40 mm
1,24 „	0,35 „
1,35 „	0,38 „
1,28 „	0,36 „
1,10 „	0,30 „
1,52 „	0,42 „

Befestigungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,37 mm	0,34 mm
1,34 „	0,33 „
1,45 „	0,36 „
0,94 „	0,22 „
1,52 „	0,37 „
1,16 „	0,29 „

Bei gleichem Durchmesser der ganzen Wurzel ist also der Durchmesser des Centralcylinders bei den Ernährungswurzeln etwas gröfser als bei den Befestigungswurzeln.

Bei Arnica kommt auch eine Übergangsform vor. Dieselbe zeigt aber einen ganz anderen Bau wie die oben erwähnte bei Mentha.

Es finden sich nämlich Wurzeln, die in ihrer unteren Hälfte (gegen die Wurzelspitze hin), selbst wenn sie noch primären Bau zeigen, schon einen starken Libriformstrang besitzen — also in diesem Teile der Befestigung dienen —, während weiter nach oben hin das Libriform fehlt und der Bau dem einer Ernährungswurzel ähnelt.

Aconitum japonicum.

(Fig. 7 u. 8.)

Den dritten Typ repräsentiert Aconitum japonicum.

Ernährungswurzel. Rings um ein mehr oder weniger beträchtliches Mark liegt ein Stern ziemlich grofser Gefäfse. Mechanische Elemente fehlen.

Befestigungswurzel. Im Centrum liegt ein derber Libriformstrang, in der primären Rinde reichlich Sclereïden.



Fig. 7. Ernährungswurzel von Aconitum japonicum.



Fig. 8. Befestigungswurzel von Aconitum japonicum.

Digitalis purpurea.

Die Hauptwurzel besitzt einen starken Centralcylinder mit viel Libriform. Die Nebenwurzeln zeigen die beiden Typen der Ernährungs- und Befestigungswurzeln deutlich.

Ernährungswurzeln. Grofses Mark. Bau ähnlich wie bei Ranunculus (s. pag. 75).

Befestigungswurzeln. Centraler Gefäfs- und Libriformcylinder.

Der Durchmesser des Centralcylinders ist im Verhältnis zum Durchmesser der ganzen Wurzel bei den Befestigungswurzeln gröfser als wie bei den Ernährungswurzeln, wie folgende Zahlen zeigen.

Ernährungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,15 mm	0,50 mm
1,23 „	0,61 „
1,40 „	0,68 „

Befestigungswurzel:

Durchmesser der ganzen Wurzel		Durchmesser des Centralcylinders
1,05 mm	. . . . . .	0,63 mm
1,20 „	. . . . . .	0,72 „
1,35 „	. . . . . .	0,82 „

Aconitum Napellus.

(Fig. 9 u. 10.)

Den vierten Typ repräsentiert Aconitum Napellus.

Ernährungswurzeln. In der Mitte liegt ein Mark. Die Bündel umgeben dasselbe als Kranz.

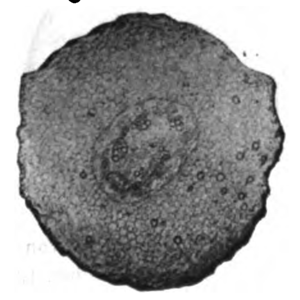


Fig. 9. Ernährungswurzel von Aconitum Napellus.

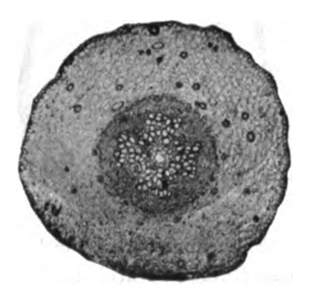


Fig. 10. Befestigungswurzel von Aconitum Napellus.

Befestigungswurzeln. Centrales, vier bis fünfstrahliges Bündel, kein Libriform.

Zu diesem Typ gehört auch

Ranunculus acer.

(Fig. 11 u. 12.)

Ernährungswurzel. Der primäre Bau bleibt lange erhalten. Der Bündel ist pentarch-hexarch. In der Mitte liegt ein grofses Mark.



Fig. 11. Ernährungswurzel von Ranunculus acer. Durchm. 2,08 mm.



Fig. 12. Befestigungswurzel von Ranunculus acer. Durchm. 1,91 mm.

Befestigungswurzel. Centraler triarcher bis tetrarcher Gefäfscylinder ohne Mark oder doch mit nur wenigen Markzellen.

Imperatoria Ostruthium.

(Fig. 13 u. 14.)

Den fünften Typ repräsentiert Imperatoria Ostruthium.

Ernährungswurzel. Der primäre Bau geht frühzeitig in den sekundären über. Mark fehlt. Holzkörper grofs, strahlig, zwischen den Strahlen breite Markstrahlen.



Fig. 13. Ernährungswurzel von Imperatoria Ostruthium. Durchm. 1,84 mm.



Fig. 14. Befestigungswurzel von Imperatoria Ostruthium. Durchm. 1,92 mm.

Befestigungswurzel. Besonders in den innersten und äufsersten Partien des strahligen Holzkörpers treten Libriformbündel auf.

Artemisia vulgaris.

(Fig. 15 u. 16.)

Den sechsten Typ repräsentiert Artemisia vulgaris.

Ernährungswurzeln. In der Mitte liegt ein strahlig vom Centrum ausgehender Libriformstern, in dem zahlreiche grofse Gefäfse eingebettet sind. Breite Markstrahlen.

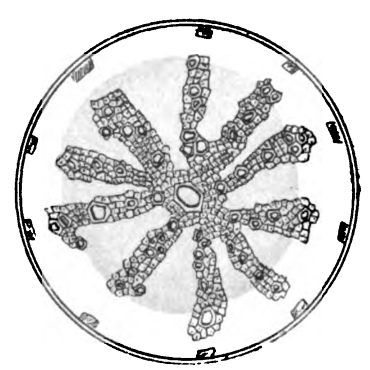


Fig. 15. Ernährungswurzel von Artemisia vulgaris.

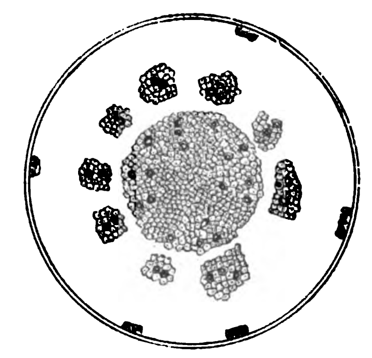


Fig. 16. Befestigungswurzel von Artemisia vulgaris.

Befestigungswurzeln. In der Mitte liegt ein breiter, solider Kern von Libriform, in den wenige kleine Gefäfse eingebettet sind. Dieser Kern wird von einem Kranze gefäfsführender Libriformbündel umgeben.

Der Durchmesser des Centralcylinders ist bei den Befestigungswurzeln wiederum gröfser als bei den Ernährungswurzeln.

Ernährungswurzeln:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
2,39 mm	0,94 mm
2,27 „	0,82 „
1,55 „	0,43 „
2,08 „	0,88 „
2,40 „	0,98 „
1,82 „	0,78 „

Befestigungswurzeln:

Durchmesser der ganzen Wurzel	Durchmesser des Centralcylinders
1,97 mm	0,75 mm
2,17 „	1,16 „
2,87 „	1,69 „
2,75 „	1,23 „
1,40 „	0,60 „
1,84 „	0,53 „

Gut unterschieden finden sich Ernährungs- und Befestigungswurzeln bei folgenden zu sehr verschiedenen Familien gehörigen Arten:

Aconitum Napellus, A. Stoerckeanum, A. paniculatum, A. japonicum, Helleborus viridis, H. niger, H. caucasicus, H. purpurascens, Adonis vernalis, Trollius europaeus, Digitalis purpurea, Mentha piperita, Artemisia vulgaris, Ranunculus acer, Imperatoria Ostruthium, Epilobium angustifolium, Valeriana officinalis, Arnica montana, Vincetoxicum officinale, Hyoscyamus niger, Lamium album, Ballota italica, Geranium Robertianum, Solidago canadensis, Anemone vulgaris.

Keine Befestigungswurzeln waren zu konstatieren bei:

Asarum europaeum und Helianthemum leucanthemum.

Die Hauptwurzel übernimmt die Befestigung bei:

Lactuca virosa und Trigonella Faenum graecum.

Faſst man das Ergebnis zusammen, so läſst sich folgendes sagen: In allen den Fällen, wo eine starke Hauptwurzel vorhanden ist, kann die Ausbildung besonderer Befestigungswurzeln unterbleiben und die Nebenwurzeln zeigen durchweg den Charakter von Ernährungswurzeln. In den Fällen, wo neben Ernährungswurzeln Befestigungswurzeln ausgebildet werden, zeigen die letzteren entweder einen centralen Holzkörper ohne Libriform oder einen centralen Libriformcylinder (meist mit eingestreuten Gefäſsen) oder einen centralen Holzkörper mit Libriformstreifen. Mark pflegt den Befestigungswurzeln zu fehlen. Die Ernährungswurzeln dagegen zeigen in der Regel keinerlei mechanische Elemente und besitzen stets ein mehr oder weniger groſses Mark. Der Durchmesser ihres Centralcylinders ist meist geringer wie bei den Befestigungswurzeln gleichen Durchmessers.

Die Befestigungswurzeln zeigen folgende Typen:

Typus 1. Groſser, centraler, strahliger Holzkörper: Valeriana, Mentha.
„ 2. Centraler Libriformstrang von relativ geringer Mächtigkeit: Arnica.
„ 3. Derber, centraler Libriformstrang (bisweilen Sclereïden in der Rinde): Aconitum japonic., Digitalis.
„ 4. Centraler Gefäſsstrang, kein Libriform: Acon. Napellus, Ranunc. acer.
„ 5. Strahliger lockerer Holzkörper mit isolierten Libriformbündeln: Imperatoria Ostruth.
„ 6. Centraler Libriformstrang und peripherische Libriformbündel: Artemisia vulg.

Die Befestigungswurzeln besitzen alle den typischen Bau zugfester Organe, die Ernährungswurzeln nicht.

Die beigegebenen Abbildungen 1—14 sind nach mit Phloroglucinsalzsäure behandelten Schnitten von Herrn Neuber photographiert worden.

Ätherkulturen von Spirogyra.

Von J. J. Gerassimow.

Experimente der Kultur von *Spirogyra* in Ätherlösungen sind von Nathansohn[1]) und auch von mir gemacht worden[2]).

Nathansohn kultivierte gewöhnliche, aus einkernigen Zellen bestehende Fäden von *Spirogyra orbicularis Hass.* und von einer unbestimmten Art dieser Alge in $^1/_2$—1 proz. wässerigen Ätherlösungen. Die Dauer der Kultur war eine verschiedene und belief sich bis auf drei Wochen.

Der Zweck der Versuche Nathansohns war eigentlich, den Einfluſs des Äthers auf den Teilungsprozeſs des Kerns zu untersuchen, doch richtete dieser Verfasser seine Aufmerksamkeit auch auf den allgemeinen Einfluſs des Äthers auf die Zelle; er konstatierte das äuſserst interessante Faktum der Auftreibung, d. h. der Dickenvergröſserung der Zellen in den Ätherkulturen und auch die Bildung von kernlosen Kammern in den Fäden in mehreren Fällen. „Eine Eigentümlichkeit der Ätherkulturen gestattet es, das Schicksal der einzelnen Zellen bequem und mit Sicherheit zu verfolgen. Diese besteht darin, daſs die Zellen eine eigenartige tonnenförmige Gestalt annehmen. Oft tritt dies schon nach 24stündigem Aufenthalt im Ätherwasser ein, und die Fäden weisen dann ein perlschnurartiges Aussehen auf (Fig. 5 Taf. II). Nun wachsen die so gestalteten Zellen in die Länge und werden durch die neu auftretenden Teilungswände in einzelne Abschnitte zerlegt. Da diese neugebildeten Wände aber viel zarter sind als die unter normalen Bedingungen angelegten, tritt an ihren Ansatzstellen keine Einschnürung ein, und die Grenzen der ursprünglichen Zelle sind durch die beiden Enden der tönnchenförmigen Zellreihen gekennzeichnet. Dauert die Zellteilung längere Zeit an, so kann man derartige Reihen, die bis 16 Zellen aufweisen, beobachten, die dann in der Mitte meist eine leichte Einbuchtung zeigen

1) A. Nathansohn, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kernteilung. Jahrbücher f. wiss. Botanik, XXXV. Bd., 1. Heft. Leipzig 1900.

2) Die Untersuchung des Einflusses auf den Organismus seitens eines solchen Agens, dessen Einwirkung der Organismus bei normalen Bedingungen nicht unterworfen ist, bietet ein groſses Interesse dar. Bei einer solchen Untersuchung können irgendwelche neue Seiten oder neue Details der Lebenserscheinungen an den Tag treten.

(Fig. 6 Taf. II). Solche Bilder lassen auf eine in vier aufeinanderfolgenden Generationen vor sich gegangene Teilung im Ätherwasser, worin nur amitotische Teilungen stattfanden, schließen. Übrigens erfolgen nicht alle Zellteilungen bis zu diesem Zeitpunkte regelmäfsig. Je länger die Fäden im Äther verweilt haben, um so öfter findet man kernlose Kammern, die durch unvollständige Scheidewandbildung ohne vorherige Kernteilungen abgetrennt werden. Was das Auftreten der tonnenförmigen Zellen anbelangt, so ist noch zu bemerken, dafs es bei *Spirogyra orbicularis* nicht immer zu demselben Zeitpunkte erfolgte. Augenscheinlich war der Zustand der Kultur dafür mafsgebend. Trat diese Erscheinung später ein, so erfolgte die Bildung von Einschnürungen meist auch an den unter normalen Bedingungen gebildeten Membranen, welche stets an ihrer gröfseren Derbheit zu erkennen sind, doch war natürlich hier das Schicksal der einzelnen Zellen nicht so leicht zu verfolgen. Bei einer anderen, unbestimmten Art, mit welcher ich Parallelversuche aufstellte, sah ich dagegen diese Reaktion mit gröfster Regelmäfsigkeit sofort eintreten." [1])

Meine Versuche wurden noch in den Jahren 1894—1897 gemacht, doch aus verschiedenen Ursachen gelang es mir bis zur Jetztzeit nicht, die Bearbeitung der erhaltenen Data zu vollbringen [2]).

Für die Experimente wurden einzelne Fäden der Arten *Spirogyra crassa (Ktg.) Hansg.*, *Spirogyra majuscula (Ktg.) Hansg.* und zweier unbestimmter Arten *Spirogyra species?*, welche unter gewöhnlichen einkernigen Zellen kernlose Zellen (oder Kammern) und dieselben ergänzende Zellen (oder Kammern) mit Überflufs an Kernmasse enthielten, genommen. Auf diese Weise konnte man in jedem Falle den Einflufs des Äthers auf die kernhaltigen und die kernlosen Zellen vergleichend erforschen.

Als Kulturgefäfse dienten Glasbüchsen, welche mit eingeschliffenen Stopfen versehen waren. Diese Büchsen wurden annähernd bis

---

1) A. Nathansohn, l. c. pag. 65, 66.

2) J. J. Gerassimow, Über den Einflufs des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou, 1901, Nr. 1 und 2. „Neuerdings hat Nathansohn mitgeteilt, dafs in Ätherkulturen sogar gewöhnliche einkernige Zellen von *Spirogyra* fähig sind, sich tonnenförmig aufzutreiben. Noch vor der Veröffentlichung der Arbeit Nathansohns machte ich mehrmals solche Experimente und bekam ähnliche Resultate. Unter anderem kultivierte ich bei denselben Bedingungen Fäden mit kernlosen Zellen und Kammern; es erwies sich, dafs eine Auftreibung nur in kernhaltigen Zellen stattfindet. Vielleicht werde ich Gelegenheit haben, ausführlicher über meine Beobachtungen zu berichten." Pag. 198, Anmerkung.

zu $^{3}/_{4}$ mit Ätherwasser angefüllt; in dieses Wasser wurden die zu untersuchenden Fäden gebracht und dem zerstreuten Tageslicht ausgesetzt.

Die Konzentration der Ätherlösung betrug von $^{1}/_{4}\%$ bis $^{1}/_{2}\%$. Der Konzentrationsgrad wurde nach dem Volumenverhältnis zwischen dem Wasser und dem Äther bestimmt. Bei der Zubereitung der Lösungen wurde zu einer nach dem Volumen bestimmten Quantität von Bachwasser, in welchem Kohlensäure gelöst war, eine nach dem Volumen bestimmte Quantität von Äther hinzugefügt und die Flüssigkeit in einem geschlossenen Gefäfs sorgfältig durchschüttelt.

Nach jeder Sichtung wurde der der Untersuchung unterworfene Faden in eine neue Büchse mit neuem Ätherwasser von voriger Konzentration gebracht.

Die Dauer der Kultur war eine verschiedene; sie betrug von 3 bis 26 Tage.

Obgleich meine Untersuchungen den Charakter einer vorläufigen Kundschaft trugen und verhältnismäfsig nicht zahlreich waren, haben sich dennoch die wesentlichsten Tatsachen genügend aufgeklärt.

Gewöhnliche einkernige Zellen.

(Tab. I, II, IV—VII.)

Ich hatte die Möglichkeit, in den Ätherkulturen dieselbe Erscheinung wie auch Nathansohn, nämlich die Auftreibung, d. h. das Dickenwachstum der gewöhnlichen einkernigen Zellen, infolgedessen die Zellen eine Tonnenform erwerben, zu konstatieren.[1]) Bei den gewöhnlichen Bedingungen findet solches nicht statt. Man mufs übrigens bemerken, dafs die genannte Erscheinung der Auftreibung nicht in allen Fällen stattfindet. Wodurch dieser Unterschied zwischen den Fäden bedingt wird, ist unaufgeklärt geblieben. Vielleicht haben eine Bedeutung Unterschiede in der Dicke der Membran und des Grades ihrer Dehnbarkeit, sowie irgend welche Unterschiede in anderen Bestandteilen der Zellen, aufserdem auch die Dauer und Intensität der Einwirkung des Äthers selbst.

Die Fäden aus verschiedenen Kulturen bieten überhaupt manchmal ziemlich bedeutende Unterschiede untereinander dar. In einigen Fäden haben die Zellen ein frisches, gesundes Aussehen und sind

1) Dieselbe Erscheinung beobachtete ich auch in den Ätherkulturen der *Zygnema*. Dicke der gewöhnlichen einkernigen Zellen:

15. Juli, vor der Ätherkultur . . . . 38,8 μ — 41,2 μ
22. Juli, nach „ „ . . . . 42,1 μ — 46,2 μ.

groll gefärbt, in anderen Fäden sind sie bleich, haben ein schwächliches, krankhaftes Aussehen und sterben schliefslich ab. Ähnliche Unterschiede werden übrigens auch in den gewöhnlichen Kulturen beobachtet.

In einigen Fäden bildeten sich während der Ätherkultur selbst viele kernlose Zellen und Kammern mit den sie begleitenden Zellen und Kammern.

Interessant ist folgende beobachtete Tatsache: In einem und demselben Faden behielten die durch ein krankhaftes Aussehen sich auszeichnenden einkernigen Zellen die cylindrische Form und vorige Dicke bei, während die dem Aussehen nach gesunderen Zellen sich aufgetrieben erwiesen. Auf diese Weise steht die Auftreibung der Zellen in irgend welcher Abhängigkeit von der Lebensfähigkeit der Zellen oder ihrer Bestandteile.

Zellen mit Überflufs an Kernmasse.

(Tab. III—VII.)

Die Anordnung der Kerne in den Ätherkulturen ist eine regelmäfsige. Die grofsen Kerne — sowohl die einfachen wie auch die zusammengesetzten — lagern sich im Zellumen annähernd im Centrum, an protoplasmatischen Fäden. Die lange Achse der stark zusammengesetzten Kerne ist zur Achse der Zelle annähernd perpendikulär. In den zweikernigen Zellen liegen beide Kerne gewöhnlich einander gegenüber in der Nähe der Seitenwand; die sie verbindende Linie schneidet die Zellachse unter einem geraden oder scharfen Winkel[1]).

Auch in den Ätherkulturen weisen die einen Überflufs an Kernmasse besitzenden Zellen die für sie charakteristischen Eigentümlichkeiten auf[2]).

Sie wachsen in die Dicke, wobei die Dickenvergröfserung bedeutender ist als in den gewöhnlichen einkernigen Zellen derselben Fäden.

Das Vorhandensein eines Überflusses an Kernmasse in ihnen ruft einen Hang zur Verspätung der Teilung im Vergleich mit der Teilung der gewöhnlichen Zellen hervor.

Nach Mafs der Teilungsverspätung und des Dickenwachstums nimmt die Gröfse der Zellen zu.

1) J. J. Gerassimow, Über die Lage und die Funktion des Zellkerns. Bull. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou, 1899, Nr. 2 und 3. — Zur Physiologie der Zelle. Bull. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou, 1904, Nr. 1.

2) J. J. Gerassimow, Zur Physiologie der Zelle.

In den längeren Zellen mit verspäteter Teilung erweisen sich die Chlorophyllbänder um die Kerne herum stärker entwickelt als an den Enden. Manchmal bemerkt man in den zweikernigen Zellen eine gewisse Zusammenschiebung der Chlorophyllbänder um jeden Kern herum.

Die relative Intensität des allgemeinen Wachstums der Zellen mit einem Überflufs an Kernmasse im Vergleich mit den anderen Zellen des Fadens wurde nicht bestimmt.

Kernlose Zellen.

(Tab. III—V.)

Die Eigentümlichkeiten der Existenz der kernlosen Zellen in den Ätherkulturen sind die nämlichen wie bei den gewöhnlichen Bedingungen [1]).

Es findet ein unzweifelhaftes Längenwachstum, d. h. eine Volumenvergröfserung statt. Beide Querscheidewände bleiben dabei nicht flach, sondern sie krümmen sich, gewöhnlich anfänglich nach der Seite der Nachbarzellen, am Ende der Existenz der kernlosen Zellen aber — in die umgekehrte Seite.

Besonders merkwürdig ist, dafs eine solche Auftreibung, d. h. ein solches Dickenwachstum, wie in den kernhaltigen Zellen, in den kernlosen Zellen kein einziges Mal beobachtet worden ist.

In einigen Fällen behalten die Chlorophyllbänder die regelmäfsige Anordnung bei, in anderen Fällen ist diese Regelmäfsigkeit mehr oder weniger stark gestört. Die Umrisse der Bänder vereinfachen sich, die Färbung wird schwächer. Um die Pyrenoide herum und zwischen denselben geht eine mehr oder weniger starke Anhäufung von Stärke vor sich.

Die Zellhaut der kernlosen Zellen verdünnt sich mit dem Lauf der Zeit sichtbar und es ist, als ob sie zugrunde gehe; die Gallertscheide wird schwächer lichtbrechend, weniger scharf ausgedrückt.

Schliefslich sterben die kernlosen Zellen ab. Beim Absterben fällt der Turgor, die Zellen verkürzen sich, ihr Volumen wird kleiner.

Kernlose Kammern.

(Tab. III, IV, VI, VII.)

In den kernlosen Kammern bemerkt man auch in den Ätherkulturen dieselben Unterschiede, welche bei den gewöhnlichen Bedingungen wahrgenommen werden [1]).

1) J. J. Gerassimow, Zur Physiologie der Zelle.

Die Chlorophyllbänder behalten die regelmäfsige Anordnung nicht bei, sondern sie schieben sich mehr oder weniger stark zur medianen Querfläche zusammen. Diese Zusammenschiebung kann in einigen Fällen zur Bildung eines Bänderklümpchens im Lumen der Kammern führen.

Die Färbung der Chlorophyllbänder wird nicht nur nicht bleicher, sondern sie wird manchmal sogar eine gesättigtere. Um die Pyrenoide herum und zwischen denselben findet eine Anhäufung von Stärke statt, welche jedoch geringer ist als in den kernlosen Zellen.

Es werden starke Protoplasmaströme in der Wandschicht beobachtet.

Das Längenwachstum ist ein bedeutenderes und länger dauerndes, als in den kernlosen Zellen. Die unvollständigen Querscheidewände krümmen sich mit dem Lauf der Existenz der kernlosen Kammern nicht, sondern sie behalten diejenige Form bei, welche sie bei ihrer Bildung besafsen.

Es ist merkwürdig, dafs die kernlosen Kammern, ähnlich den kernlosen Zellen, in den Ätherkulturen ebenfalls keine Auftreibung, d. h. kein Dickenwachstum aufweisen.

Also findet in den Ätherkulturen eine tonnenförmige Auftreibung, d. h. ein Dickenwachstum nur in den kernhaltigen Zellen statt; weder die kernlosen Zellen, noch die kernlosen Kammern weisen eine solche Auftreibung auf. Daraus mufs man schliefsen, dafs der Äther in schwachen Dosen einen gewissen stimulierenden Einflufs eigentlich auf die Zellkerne ausübt; die Verstärkung der Aktivität der Kerne aber ruft ein Dickenwachstum der Zellen hervor. Die Wirkung der erregten Kerne ist auf diese Weise der Wirkung der vergröfserten Kernmasse analog.

Eine schwache Ätherisierung erhöht die Reizbarkeit der Organismen, beschleunigt die Entwicklung der Knospen, verstärkt überhaupt die Atmung, die Lösung der Stärke, den Stoffwechsel, die synthetischen Prozesse und das Wachstum [1]). Auf Grund der Resultate

1) Elfving, Über die Einwirkung von Äther und Chloroform auf die Pflanzen. Öfversigt af Finska vetenskaps-societetens förhandlingar, XXVIII, 1886.

W. Johannsen, Äther- und Chloroformnarkose und deren Wirkung. Bot. Centralblatt, 1896, Bd. 68, pag. 337.

— — Om antagonistiske Virksomheder i Stofskiftet, sörlig under Modning og Hoile. (Über antagonistische Wirksamkeiten im Stoffwechsel, besonders wäh-

vorliegender Untersuchung kann man denken, dafs auch in allen diesen Fällen die wesentliche Seite und das unmittelbare Resultat der Wirkung des Äthers in der Stimulierung der Zellkerne besteht. Als Folge aber dieser Stimulierung erscheint schon eine Verstärkung der allgemeinen Lebenstätigkeit der diese Kerne enthaltenden Zellen.

Moskau, Laboratorium des botanischen Universitätsgartens. September 1904.

Erklärung zu den Zahlentabellen.

1. Tab. I.

Die angezeigte Gröfse der Dicken der Zellen bedeutet die Dicke derselben in der Mitte, in der Kernregion. Wenn die Zelle in die Dicke wächst, so ist ihre Dicke an den Enden eine andere als in der Mitte.

2. Tab. II.

Die vertikalen Linien bezeichnen die Querscheidewände zwischen den Zellen.

Die in den horizontalen Reihen zwischen den vertikalen Linien stehenden Zahlen zeigen die Dicke jeder in der Mitte gemessenen Zelle in derjenigen Ordnung, in welcher die Zellen im Faden gelagert sind.

Die unter den vertikalen Linien stehenden Zahlen bedeuten die Gröfse des Diameters der Querscheidewände.

3. Tab. III—VII.

Die horizontalen Zahlenreihen zeigen die Gröfsen der Zellenlängen oder der Zellendicken in derjenigen Ordnung, in welcher die Zellen im Faden liegen.

---

rend Reife und Ruhe.) D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 6. Räkke, naturw. og math. Abdeling, VIII, 5, pag. 275—394, 1897.

W. Johannsen, Das Ätherverfahren beim Frühtreiben. Jena 1900.

N. W. Morkowin, Einflufs der anästhesierenden und giftigen Stoffe auf die Atmung der höheren Pflanzen. Warschau 1901. (Russisch.)

K. Puriewitsch, Zur Frage über die Anhäufung und Lösung der Stärke in der Pflanzenzelle. Denkschriften der Kiew'schen Gesellschaft der Naturforscher, Bd. 16. (Russisch.)

C. O. Townsend, The correlation of growth under the influence of injuries. Ann. of Bot. XI, 1897, pag. 509—532.

W. Zaleski, Bedingungen der Bildung der Eiweifsstoffe in den Pflanzen. Charkow 1900. (Russisch.)

— — Zur Frage über den Einflufs der Reize auf die Atmung der Pflanzen. Denkschriften des Nowo-Alexandroff'schen Instituts der Landwirtschaft und der Waldzucht. Bd. XV, Lieferung 2, Warschau 1902. (Russisch.)

Die vertikalen Linien bezeichnen die Querscheidewände und die Grenzen zwischen den Zellen und Kammern.

Für die kernlosen Zellen sind zwei Längengröfsen angezeigt: 1. die erste ist die Länge des cylindrischen Teils der Zelle längs der lateralen Oberfläche, 2. die zweite (in Klammern) ist die Länge der Zelle in der Achse, d. h. die erste Länge ± die Summe der Höhen der beiden finalen Auftreibungen.

Das an der Stelle einer Zelle gestellte Zeichen × bedeutet, dafs die gegebene Zelle schon abgestorben ist.

In den Tabellen des Dickenwachstums bedeuten die unter den vertikalen Linien stehenden Zahlen die Gröfse des Diameters der Querscheidewände.

In denjenigen Fällen, wo für die Zelle nur eine Dimension der Dicke angezeigt ist, zeigt diese Dimension stets die Dicke der Zelle in der Mitte, um die Kerne. In den aufgetriebenen Zellen ist an den Enden die Dicke eine andere.

Die Längendifferenz zwischen den kernlosen Zellen (oder Kammern) und ihren Schwesterzellen (oder Kammern) während der ersten Messung erweist sich in verschiedenen Tabellen als verschieden. Dieses erklärt sich dadurch, dafs der Zeitraum zwischen der Bildung der gegebenen Zellenpaare (oder Kammernpaare) nach dem Experiment und der ersten Messung ein verschiedener gewesen ist. Es versteht sich, dafs je schneller nach der Beendigung des Experiments die erste Messung vollbracht worden war, um so geringer die Differenz zwischen den Gröfsen beider Schwesterzellen sein mufs.

(Alle Messungen wurden vermittelst Hartnacks Okularmikrometers ausgeführt.)

Tabelle I.

Spirogyra majuscula, Sp. crassa, Sp. species?

Dauer der Ätherkultur 1=24 Stunden	Dicke der gewöhnlichen einkernigen Zellen	
	vor der Ätherkultur 1=1 μ	nach der Ätherkultur 1=1 μ
5,8	59,4— 61,0	66,0— 71,8
8,1	65,6— 66,0	67,6— 74,7
9,0	65,0— 66,8	72:8— 76,7
8,9	65,0— 66,8	78,0— 79,9
4,7	65,1— 66,0	71,6— 79,2
5,0	64,8— 66,0	70,9— 79,2
9,8	77,5— 79,2	85,8— 99,8
6,1	75,9— 77,5	84,1— 89,1
6,1	76,7— 78,4	82,5— 88,8
5.5	75,9— 80,8	87,4— 90,7
4,7	77,5— 78,8	83,8— 84,1
6,8	76,7— 77,5	85:8— 94,0
6,9	75,9— 77,5	79,2— 86,6
16,7	77,5— 80,8	110,5—118,8
7,8	71,8— 72,6	89,1— 89,9
8,2	74,2— 75,1	86,6— 88,8
7,1	72,6— 73,4	82,5— 87,4
7,6	70,9— 71,8	78,4— 84,1
8,4	72,6— 73,4	80,8— 82,5
4,9	77,5— 78,4	80,8— 84,9
4,1	89,1— 90,7	96,5— 99,0
4,9	80,0— 80,8	85,8— 87,4
7,7	99,0—101,5	105,6—107,2
10,8	122,9—123,2	143,5—146,8
7,8	155,1—156,7	164,2—169,9
14,9	160,0—162,5	168,5—174,9
12,8	161,7—163,5	166,6—169,9

Tabelle II.

Beispiele des Dickenwachstums der gewöhnlichen einkernigen Zellen in Ätherkulturen.

1) *Spirogyra majuscula.*

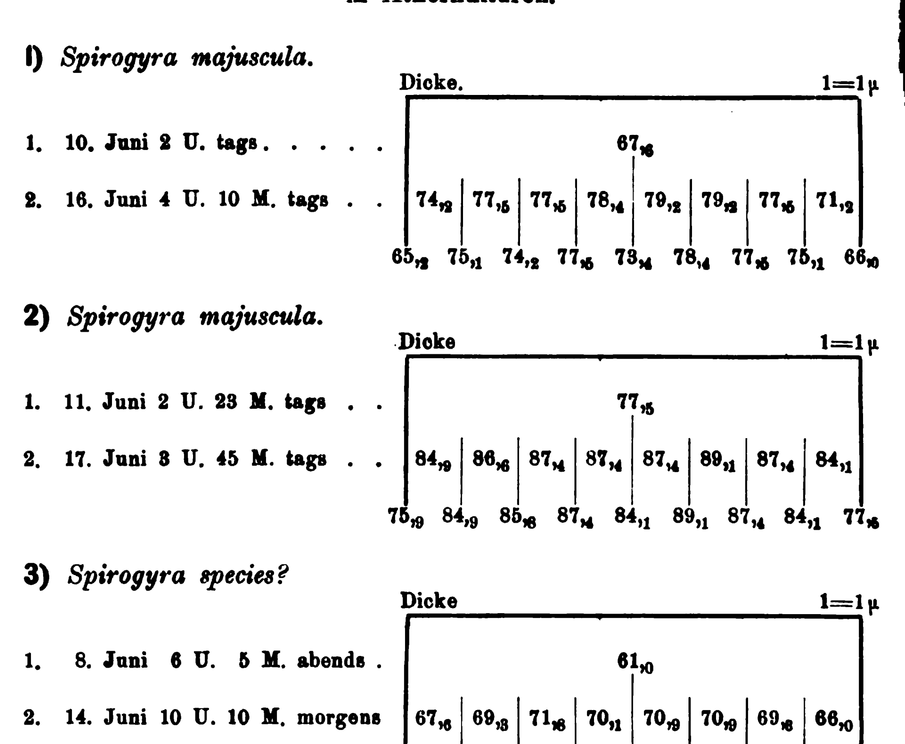
1. 10. Juni 2 U. tags . . . . .
2. 16. Juni 4 U. 10 M. tags . .

2) *Spirogyra majuscula.*

1. 11. Juni 2 U. 23 M. tags . .
2. 17. Juni 3 U. 45 M. tags . .

3) *Spirogyra species?*

1. 8. Juni 6 U. 5 M. abends .
2. 14. Juni 10 U. 10 M. morgens



2. 15. Juli 6 U. 40 M. abends . .	$95_{,7}$	$94_{,0}$	$90_{,7}$	$90_{,7}$	$81_{,7}$ ($98_{,2}$)	. . .	$90_{,7}$	$90_{,7}$	$165_{,0}$	$79_{,2}$ ($102_{,8}$)

D. *e* *k* 1=1 μ

1.	$75_{,9}$				. . .		$76_{,7}$	
2.	$90_{,7}$	$95_{,7}$	$96_{,2}$	$94_{,0}$	. . .	$92_{,4}$	$94_{,9}$	$90_{,7}$

$75_{,9}$ $94_{,0}$ $90_{,7}$ $94_{,0}$ $75_{,9}$ $76_{,7}$ $94_{,0}$ $87_{,4}$ $75_{,9}$

e, *k* zweikernige Zellen.

t, *l* kernlose „

16) *Spirogyra majuscula.* 1896.

L. *E* *Z* 1=1 μ

1. 10. Juli 4 U. 20 M. tags . . .	$71_{,8}$				$67_{,6}$
2. 15. Juli 7 U. abends	$87_{,4}$	$82_{,5}$	$82_{,5}$	$82_{,5}$	$74_{,2}$ ($99_{,0}$)

D. *E* 1=1 μ

1.	$77_{,5}$			
2.	$94_{,0}$	$94_{,9}$	$97_{,8}$	$90_{,7}$

E zweikernige.

Z anfangs kernlose Kammer, später kernlose Zelle.

20—44) Die Resultate in diesen 25 Fällen der Ätherkulturen der kernlosen Zellen (oder Kammern) und der Zellen mit Überfluſs an Kernmasse waren die nämlichen wie in den vorhergehenden Fällen.

In allen 44 Fällen wurden auch die gewöhnlichen einkernigen Zellen der Fäden ausgemessen; die Dimensionen dieser Zellen sind nicht angeführt.

1=1

),0					77,5								75,9			
63,5	6,0	69,3	57,7	61,0	57,7	56,1	59,4	62,7	56,1	57,7	54,4	57,7	62,7	57,7	57,7	68,5

Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen.

Von **Carl Mez**, Halle.

Unter Erfrieren einer Pflanze sei der Tod des Protoplasmas verstanden, welcher eintritt, wenn die Innentemperatur unter ein Minimum sinkt. Dies Minimum ist nicht nur für jede Pflanze, sondern auch für ihre verschiedenen Organe und Entwicklungszustände ein spezifisches und verschiedenes.

Die von Pictet[1]) nachgewiesene Tatsache, dafs Rotatorien zwar die Temperatur von — 60°[2]) aushalten, bei weiterer Abkühlung aber sterben; in gleicher Weise die Resultate der Untersuchungen von C. de Candolle[3]), dafs die Samen von *Avena, Triticum* etc. — 57° aushielten, während diejenigen von *Lobelia Erinus* unter gleichen Umständen ihre Keimkraft verloren hatten, stellen zahlenmäfsig derartige Minima dar. Im allgemeinen ist jedem Laien bekannt, dafs im Garten die einen Pflanzen im Winter erfrieren, die anderen dagegen selbst sehr tiefe Frostgrade leicht ertragen.

H. Müller-Thurgau[4]) und ebenso Molisch[5]) haben neuerdings versucht, die vielfachen Erscheinungen des Erfrierens der Pflanzen auf ein einfaches Schema zurückzuführen, derart, dafs sie im Erfrierungstod wesentlich einen Austrocknungstod sehen[6]). Sie gehen von der bekannten Erfahrung aus, dafs beim Gefrieren gequollener Colloide das Wasser rein (für sich) auskristallisiert, so dafs getrennt nebeneinander (meist in netzartiger Anordnung) Wasser und stark ausgetrocknetes Colloid erstarren. Ohne Zweifel mufs auch beim Erstarren des colloidalen Protoplasten eine derartige Trennung von Wasser (Zellsaft) und Plasma unter Austrocknen des letzteren stattfinden. Experimentelle Untersuchungen von Spezialfällen, nämlich einerseits des Gefrierens der gegen Kälte sehr wenig widerstandsfähigen Kar-

1) Pictet in Arch. sc. phys. nat. Genève 3. sér. XXX (1893) pag. 311.

2) Alle Temperaturangaben der vorliegenden Arbeit sind in Centigraden gemacht.

3) C. de Candolle l. c. XXXIII (1895) pag. 504.

4) H. Müller-Thurgau in Landwirtsch. Jahrb. XV (1886) pag. 534—536.

5) H. Molisch, Unters. über d. Erfrieren der Pflanzen (Jena 1897).

6) H. Müller-Thurgau, schon l. c. IX (1880) pag. 162; Molisch l. c. pag. 73.

toffel, anderseits insbesondere des Gefrierens submerser Wassergewächse (verschiedener Algen) haben die genannten Forscher dazu geführt, allgemein Erfrierungstod und Austrocknungstod als identisch anzusehen.

Mit Recht hat Pfeffer[1]) darauf hingewiesen, dafs dieser Schlufs genau ebenso einseitig sei, wie die Annahme, dafs die Tötung durch Hitze stets durch das Gerinnen des Eiweifses bewirkt werde. Trotzdem hat Pfeffer[2]) nicht völlig H. Müllers und Molischs Anschauungsweise verworfen: wir finden bei ihm sowohl den Satz, dafs durch weitgehende Wasserentziehung die Widerstandsfähigkeit der Protoplasten gesteigert werde[3]), wie die gegenteilige Ansicht, dafs der Tod der gefrorenen Pflanzen durch eine weitere Erniedrigung der Temperatur ganz oder zum Teil auf einer gesteigerten Wasserentziehung beruhe[4]).

Darüber, dafs die Versuche H. Müllers-Thurgau nicht beweisend sind, wird unten gehandelt werden; der Eistod der Kartoffel sowie der von Molisch untersuchten Wasserpflanzen und der Staubfadenhaare von *Tradescantia* kann nicht als Erfrierungstod angesehen werden. Die von Molisch (dessen Experimente an sich durchaus richtig sind) untersuchten Objekte halten in Öl [wie Molisch[5]) selbst beobachtet hat] und ebenso nach meiner Erfahrung auch in unterkühltem Wasser mit Leichtigkeit Temperaturen aus, welche tief unter der Eisbildungstemperatur liegen.

Da der Kältetod das Absterben ist, welches beim Überschreiten des jeweiligen Minimums eintritt; da die fraglichen Objekte noch (teilweise tief) unter der Gefriertemperatur am Leben erhalten werden können, tritt in den von Molisch für die Begründung der Müllerschen Erfrierungstheorie verwendeten Fällen mit der Eisbildung nicht der Erfrierungs-, sondern der typische Austrocknungstod ein. Dies kann nicht verwundern, wenn man bedenkt, dafs ungeschützte Wasserpflanzen und Organe von der Art der genannten Staubfadenhaare ihren ganzen Lebensbedingungen nach in allererster Linie durch Austrocknung, nicht aber durch Erfrieren gefährdet sind.

Wesentlich anders werden sich die nicht ständig von dem mit

---

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, ed. 2, II (1904) pag. 315, Anm.
2) Pfeffer l. c. pag. 299, 309 und besonders 323, Anm.
3) Pfeffer l. c. pag. 303.
4) Pfeffer l. c. pag. 323, Anm.
5) Molisch l. c. pag. 25.

hoher spezifischer Wärme versehenen Wasser umgebenen oder an ein Klima mit Eisbildung gewöhnten [1]) Landpflanzen verhalten.

Bei diesen liegen die durch das jeweilige spezifische Minimum bedingten Erfrierungsverhältnisse in viel klarerer Weise vor: während manche megatherme Pflanzen über 0° erfrieren [2]), halten selbst saftreiche Organe resistenterer Arten, insbesondere derjenigen gemäfsigter und kalter Klimate, Eisbildung in ihren Geweben ohne Schaden aus (diese Pflanzen bezeichne ich als eisbeständige) und erfrieren erst, wenn die steif durchgefrorenen Teile weiter, unter das spezifische Minimum herab, abgekühlt werden [3]). Weder bei trockenen Samen noch bei ausgedörrten Kryptogamen ist eine Eisbildung in dem Sinn denkbar, wie sie bei zellsaftreichen und turgescenten Geweben sich überall bei genügender Abkühlung einstellt [4]).

Am klarsten führen dementsprechend Untersuchungen über spezifische Minima zellsaftfreier Samen oder nur mit absorbierter Flüssigkeit versehener Organe zum Ziel. Die oben angeführten Daten über spezifische Minima betreffen derartige Objekte.

Zugleich lehrten alle bisher angestellten Untersuchungen [5]) über das Erfrieren zellsaftfreier oder zellsaftarmer Organe im Vergleich mit Teilen derselben Pflanzen, welche reich mit Zellsaft versehen sind, dafs mit der Menge des Zellsaftes das spezifische Minimum steigt, der Kältetod also bei höherer Temperatur eintritt.

Mit dem Wasserverlust wird die Resistenz gegen alle Agentien gesteigert [6]). Zwar werden, entsprechend den bestehenden spezifischen Minima und entsprechend den ökologischen Anpassungen, im allgemeinen Samen wärmerer Klimate bei gleichem Wassergehalt weniger widerstandsfähig gegen Kälte sein als solche kälterer Gegenden [7]); aber bei der gleichen Spezies ist die Resistenz der trockenen Samen

---

1) Das Problem der „Gewöhnung“ an härteres Klima fasse ich in dem von H. Müller-Thurgau [l. c. XV (1886) pag. 588 ff.] präzisierten Sinn, dafs durch Erfrieren der weniger beständigen Exemplare eine natürliche Auslese der frostbeständigeren erfolgt.

2) Beispiele bei Goeppert, Die Wärmeentwicklung in der Pflanze (Breslau 1830) pag. 48; Sachs in Landwirtsch. Versuchsstat. II (1860) pag. 194, 195 und besonders mit Berücksichtigung aller Störungen durchgeführte Versuche bei Molisch l. c. pag. 55—65.

3) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 297, 299.

4) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 297, 315.

5) Vgl. z. B. Goeppert l. c. pag. 45—57, besonders pag. 55.

6) Pfeffer l. c. pag. 315, Anm.

7) Vgl. z. B. Goeppert l. c. pag. 64.

gröfser als die der zellsaftarmen embryonalen Gewebe[1]) oder der Spaltöffnungs-Schliefszellen[2]); diese wiederum ist höher als die Widerstandsfähigkeit des zellsafterfüllten Parenchyms[3]).

Diese anerkannten Tatsachen wären wohl an sich schon geeignet, es wahrscheinlich zu machen, dafs Eisbildung in den Geweben das Leben nicht gefährdet, sondern schützt. Denn besonders von Prillieux[4]), Sachs[5]) und Müller-Thurgau[6]) wurde festgestellt, dafs in saftreichen Pflanzenteilen die Bildung des Eises wesentlich in den Intercellularen stattfindet und ein allmähliches Austrocknen der Protoplasten bewirkt[6]). Warum soll in einem Fall Trockenheit schützen, im andern aber schaden?

Noch klarer aber wird bewiesen, dafs H. Müllers und Molischs Gleichstellung: Kältetod = Austrocknungstod nur eine besonders auf submerse, durch Austrocknung in erster Linie bedrohte Wasserpflanzen beschränkte, scheinbare Giltigkeit besitzt, wenn man die Ergebnisse der physikalischen Chemie auf die vorliegende biologische Frage anwendet.

Wenn der Gefriertod „im wesentlichen auf einen zu grofsen, durch die Eisbildung hervorgerufenen Wasserverlust des Protoplasmas zurückzuführen ist, wodurch die Architektur derselben zerstört wird“ [7]), so mufs folgerichtig vorausgesetzt werden, dafs die Eisbildung in saftreichen Pflanzenteilen wenigstens einigermafsen proportional der Temperaturerniedrigung im Innern dieser Teile sei[8]). Nur dadurch könnte erklärt werden, dafs fest gefrorene Organe bei weiterer Erniedrigung der Temperatur erfrieren; bei stetig fallender Temperatur müfste fortschreitend vollständigere Entziehung des Zellsaftes und dadurch immer weiter gesteigerte Austrocknung der Protoplasten stattfinden.

Hier kommen infolge der geringen Zuverlässigkeit der Untersuchungsmethoden unrichtige Resultate von H. Müller-Thurgau[9]) in

1) Vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 317; Molisch l. c. pag. 70.

2) Molisch l. c. pag. 30—33.

3) Vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 317.

4) Prillieux in Ann. sc. nat. 5. sér. XII (1869) pag. 125—134.

5) Sachs in Ber. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. XII (1862) pag. 16.

6) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 134 und XV (1886) pag. 453.

7) Molisch l. c. pag. 73.

8) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 472: „Aus obigen Versuchsresultaten geht hervor, dafs bei zunehmender Temperaturerniedrigung jeweils weitere Quantitäten von Wasser gefrieren.“ — Vgl. auch l. c. pag. 536 und IX (1880) pag. 151.

9) H. Müller-Thurgau l. c. XVII (1886) pag. 469 ff.; vgl. auch Molisch l. c. pag. 69 und Pfeffer l. c. pag. 309.

Frage; er gibt an, dafs in 100 g gefrorener Apfelsubstanz bei —4,5° = 63,8 % Eis, bei —8° = 72,4 %, bei —15,2° aber = 79,3 % Eis enthalten gewesen seien. Unter dem Eindruck dieser Zahlen bemerkt Pfeffer[1]), dafs danach die Eisbildung bei —30° eine sehr ansehnliche sein müsse.

H. Müllers Berechnungen, welche zu den geschilderten Versuchsergebnissen führen, sind aber keineswegs einwandsfrei: Zunächst wird von ihm die Schmelzwärme von Eis und von im Wasser gelöst gewesenen, auskristallisierten Salzen identisch gesetzt, was unrichtig ist und „da eine verhältnismäfsig kleine Differenz im Eisgehalt schon einen ziemlich grofsen Unterschied im Wärmeverbrauch bedingt", zu wesentlich von der Wirklichkeit abweichenden Ergebnissen führen mufs. Ferner ist die Versuchsanordnung, wonach das zur Bestimmung des im Untersuchungsobjekt vorhandenen Wärmequantums verwendete Wasser sehr erheblich über die Temperatur der Umgebung erwärmt und in die kältere Isolation eingesetzt wird, durchaus zu beanstanden. In einem guten Isolator sind auf sehr geringe Distanzen grofse Wärmedifferenzen vorhanden: dem Schlufs „die an das Glas angrenzende Watte wurde zwar anfangs erwärmt, mufste aber später die aufgenommene Wärme wieder an das Wasser abtreten" darf bei Ausführung physikalischer Messungen nicht beigestimmt werden. Auf andere Einwände (z. B. Ungenauigkeit der Messung der Innentemperatur in einem grofsen, mit dem Korkbohrer hergestellten und nach oben nicht verschlossenen Loch mit einem dem Gewebe nicht einmal anliegenden Quecksilberthermometer etc.) sei hier nicht eingegangen.

Der Weg zu zuverlässigen Resultaten ist bereits von H. Müller-Thurgau[2]) selbst gezeigt worden: nicht annähernd, sondern mit absoluter Genauigkeit läfst sich aus dem Temperaturgang im Innern der gefrierenden Gewebe der Verlauf der Eisbildung ermitteln.

Für die Eisbildung im Innern von Pflanzenorganen kommt es auf den Zellsaft an. Dieser stellt eine Lösung verschiedener Elektrolyte und Nichtleiter in Wasser dar; sein Verhalten beim Gefrieren wird durch chemisch-physikalische Gesetze bestimmt:

Jede Lösung einer Substanz in Wasser mufs unter den Gefrierpunkt des Wassers abgekühlt werden, bevor sich Eis ausscheidet. Für verdünnte Lösungen, wie sie unter normalen Umständen den

1) Pfeffer l. c. pag. 299.

2) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 147—150 und XV (1886) pag. 473; vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 312.

Zellsaft darstellen, ist die Erniedrigung des Gefrierpunktes proportional der molekularen Konzentration [Raoult'sches Gesetz[1]]; dabei gilt das Dalton'sche Gesetz wie für Gase auch für die Lösungen osmotischer Substanzen, dafs die Gefrierpunktserniedrigung, welche mehrere Stoffe in gemeinsamer Lösung hervorbringen, gleich ist der Summe der Erniedrigungen, die sie für sich allein erzeugen würden[2]).

Wird zunächst von den Unterkühlungserscheinungen abgesehen, so stellen sich die bei andauernder Abkühlung eintretenden Erscheinungen wie folgt dar:

Eine Lösung, welche wenig Salz enthält, ist im Gleichgewicht mit Eis bei einer Temperatur etwas unter 0 Grad.

Wird die Temperatur nun weiter erniedrigt, so scheidet sich chemisch reines Eis aus[3]); die zurückbleibende Lösung wird dadurch konzentrierter, ihr Gefrierpunkt niedriger. Wird weiter Wärme entzogen, so kommt man schliefslich zu einer Flüssigkeit von niedrigstem Gefrierpunkt. — Wird auch dieser weiter Wärme entzogen, so scheidet sich wieder Eis aus, gleichzeitig aber auch Salz, da die Lösung beim Ausscheiden des Eises übersättigt wird. Und zwar müssen sich Eis und Salz in demselben Verhältnis ausscheiden, in welchem sie in der gesättigten Lösung enthalten waren[4]). Die Salzlösung erstarrt jetzt wie eine einheitliche Substanz und ohne weitere Erniedrigung des Gefrierpunktes.

Diese Vorgänge sind mit absoluter Genauigkeit durch Registrierung der Temperatur in der erstarrenden Lösung zu verfolgen. Mit jedem Auskristallisieren eines Moleküls der Lösung wird eine bestimmte Menge Wärme frei; erst dann, wenn diese freigewordene Wärme durch die aufsen herrschende Untertemperatur abgesogen ist, kann die Kristallisation weiter gehen. Sie liefert, so lange noch Lösung in flüssigem Aggregatzustand vorhanden ist, immer neue Kristallisationswärme: Die Flüssigkeit („eutektische Mischung“) erstarrt also bei konstant bleibender Temperatur[5]).

---

1) Nernst, Theoretische Chemie, ed. 4 (1903) pag. 152.

2) Nernst l. c. pag. 156.

3) Vergl. H. Müller-Thurgau, l. c. IX (1880) pag. 143, welcher in dem aus einer gefrorenen Rübe gesammelten Eis ungefähr 1 pro Mille feste Bestandteile fand.

4) Nernst l. c. pag. 126.

5) Nernst l. c. pag. 126.

Wird die Temperaturkurve eines in Kältemischung gebrachten zellsaftreichen Pflanzenteils gezeichnet, so verläuft diese, wieder angenommen, dafs Unterkühlung vermieden wird, im einfachsten Fall in folgender Weise:

In fast geradlinigem Abfall sinkt die Temperatur bis zum Gefrierpunkt. Dann geht die Linie horizontal weiter, bis alles überschüssige Wasser erstarrt ist und nur noch das eutektische Gemisch der Lösung vorliegt; dann erfolgt ein kurzer Temperaturabfall zur Temperatur des eutektischen Gemisches, darauf, so lang letzteres erstarrt, wieder ein horizontaler Verlauf und endlich ein jäher, geradliniger Temperaturabfall, dadurch bedingt, dafs nun keine Kristallisationswärme mehr frei wird.

Wird die verschiedene Wärmeleitungsfähigkeit der Lösungen resp. Gewebe in nicht erstarrtem und erstarrtem Zustand vernachläfsigt und zugleich die Aufsentemperatur gleich absolut Null gesetzt, so mufs die Neigung der Abfallslinien vor und nach der Erstarrung (also der Winkel, welchen dieselben in der graphischen Darstellung mit der Abscisse bilden) die gleiche sein.

Diese beiden Bedingungen sind in Wirklichkeit beim Gefrieren saftreicher Pflanzenorgane nicht erfüllt. Es wird unten gezeigt werden, dafs die Fähigkeit der Wärmeleitung in dem Moment um mehr als das Doppelte abnimmt, in welchem Eisbildung in den Geweben auftritt; auch macht sich bei den für das Arbeiten praktischen Kältemischungstemperaturen (—10° bis —25°) die wechselnde Wärmedifferenz von Objekt und Kältegemisch (Aufsentemperatur) über und unter den Erstarrungstemperaturen, wenigstens für genaue Messungen, stets sehr deutlich bemerkbar. Trotzdem kann beim Verfolgen des Temperaturverlaufs im Innern eines gefrierenden saftreichen Pflanzenteils niemals ein Zweifel obwalten, wann die Erzeugung von Kristallisationswärme aufhört, der Zellsaft also so vollständig wie möglich gefroren ist.

Ein Ergebnis meiner gleich des näheren zu besprechenden Versuche ist, dafs der die Beendigung der Kristallisation anzeigende Temperaturabfall bei keinem geprüften Objekt unter —6° lag; aller erstarrungsfähige (nicht adsorbierte) Zellsaft erstarrt zwischen 0 und —6°; tiefere Aufsentemperaturen können bei beliebig langer Einwirkung kein gröfseres Quantum von Zellsaft zum Gefrieren bringen als eine Temperatur von —6° dies bei genügend langer Einwirkung tut. Dem entsprechend tritt bei —30° keine stärkere Austrocknung der Proto-

plasten infolge von Wasserentziehung bei der Eisbildung ein als bei —6°.[1]) **Eine Pflanze, welche die Eisbildung in ihren Geweben überhaupt erträgt, stirbt also nicht infolge von Austrocknung der Protoplasten, sondern infolge der Abkühlung unter das spezifische Minimum.**

Mit diesem Satz wird ein wesentlich gleiches Verhalten der eisbeständigen saftreichen Pflanzenorgane einerseits, der zellsaftfreien oder zellsaftarmen anderseits behauptet.[2]) Durch folgende Untersuchungen bin ich zu diesem Ergebnis gelangt:

An Stelle der wenig genau anzeigenden und insbesondere durch übermäfsige Zerquetschung der Gewebe leicht zu (speziell was die Unterkühlungserscheinungen betrifft) unrichtigen Resultaten führenden, auch nur bei relativ grofsen Objekten anwendbaren Thermometer habe ich zur Verfolgung der Innentemperatur abgekühlter Pflanzenteile mich nadelförmiger Thermoelemente aus Kupfer und Eisenkonstantan und eines Siemens und Halske'schen störungsfreien Galvanometers nach Deprez d'Arsonval bedient. Die Ablesung des Ausschlags erfolgte mit Hilfe des gleichfalls von Siemens und Halske gelieferten Lampenapparats durch Reflexion eines Lichtspalts auf die Skala.

Zur Herstellung des Kältegemischs wurde in den meisten Fällen Stafsfurter Abraumsalz verwendet; bei Anwendung desselben im Überschufs gelang es leicht, auch bei nicht allzu komplizierter Isolation während eines halben Tages völlig konstante Temperatur von —14,5° herzustellen. — Nur in relativ wenigen Fällen war es notwendig, durch Verwendung von Chlorammonium Kältegemische von —22° bis —25° zu erzeugen.

Das zu beobachtende Objekt wurde derart an die vor jedem neuen Versuch frisch lackierte Thermonadel gespiefst, dafs sich die Lötstelle tief im Innern der Gewebe befand. Mit Hilfe eines geteilten Korks wurde darauf das Objekt in ein Reagensglas freischwebend eingeschlossen, das Reagensglas allseitig und reichlich mit Watte umhüllt und so in ein weiteres Glasgefäfs eingeschoben. Das Ganze wurde darauf in die Kältemischung versenkt. — Auf diese Weise

1) Vergl. oben pag. 93; sollte das eutektische Gemisch der Salze einen tieferen Gefrierpunkt haben, so kann doch das die Lösung noch bewirkende Wasser als fest mit dem Salz verknüpft („Kryohydrat“) auch vorher schon nicht für die Benetzung der Protoplasten in Frage gekommen sein.

2) Vergl. oben pag. 91.



konnte eine Isolation des abzukühlenden Objekts erreicht werden, welche ein so langsames Sinken der Innentemperatur gewährleistete, dafs alle Ablesungen mit Bequemlichkeit vorgenommen werden konnten.

Die Genauigkeit der Messungen beträgt bei Einschaltung des inneren Widerstandes des Galvanometers über $^1/_{100}{}^0$, bei Ausschaltung desselben ungefähr $^1/_{1000}{}^0$.

Rascheres Sinken der Innentemperatur und damit für mehrere Versuchsanordnungen wertvolle Abkürzung der Versuchsdauer konnte leicht dadurch erzielt werden, dafs die Watteumhüllung des Objektcylinders durch Wasser ersetzt oder samt dem äufseren Glas beseitigt, also in letzterem Fall der Objektcylinder direkt in das Kältegemisch eingehängt wurde.

Die Versuche wurden mit einer grofsen Anzahl saftreicher parenchymatischer Pflanzenteile, nämlich zunächst mit Blattstielen von *Helleborus viridis*, *Saxifraga cordifolia, Zantedeschia aethiopica, Strelitzia augusta*, Blättern von mehreren *Sempervivum*-Arten, Sprofsgliedern von *Opuntia missouriensis, O. ficus-indica, Rhipsalis cassytha,* Stammteilen von *Asparagus officinalis*, *Begonia metallica*, *Peperomia incana,* Knollen von *Solanum tuberosum* ausgeführt. Bald ergab sich, dafs die in reichster Menge zur Verfügung stehende *Impatiens parviflora* ein vorzügliches Objekt für die Arbeit sei; an den unteren Knoten der Stengel dieser Pflanze hauptsächlich wurden die Resultate der vorliegenden Arbeit gewonnen.

Die Temperaturablesungen auf der Skala wurden, wenn dies bei langsamem Abfall der Temperaturkurven möglich war, mit der Lupe, andernfalls mit blofsem Auge vorgenommen; Korrekturen der Ablesungen wurden, soweit dies nach den Regeln physikalischer Beobachtung zulässig war, nach der graphischen Darstellung der Kurven gemacht. Die Zeitablesung erfolgte von einer mit springendem, arretierbarem Sekundenzeiger versehenen Taschenuhr.

Bei meinen Versuchen hatte ich zunächst die Absicht, mit Hilfe der genauen thermo-elektrischen Messung die von H. Müller-Thurgau[1]) gelegentlich gegebenen gegenseitigen Verhältnisse von Überkältungspunkt [„kritischem Punkt“ Bachmetjews[2])] und Gefrierpunkt saftreicher Pflanzenteile nachzuprüfen. Denn es müfste

1) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 490.

2) Bachmetjew in Kranchers entomol. Jahrb. VIII (1899) pag. 127.

Gefrierpunkt und Überkältungspunkt in einfachem Verhältnis stehen, was der Wirklichkeit entsprechend nach H. Müllers Zahlen nicht der Fall ist[1]). — Vorgreifend sei hier bemerkt, dafs eine einfache Relation gefunden werden kann, wenn nicht nur das Verhalten der bei der Kristallisation Wärme liefernden Flüssigkeiten (thermisch aktiven Substanzen), sondern auch dasjenige der Trockensubstanzen (thermisch passiven Bestandteile) ins Auge gefafst wird.

Zunächst waren meine Resultate, welche durchaus denen von H. Müller-Thurgau glichen, nicht ermutigend, bis bei *Impatiens parviflora* die Beobachtung gemacht wurde, dafs der Verlauf der Temperaturkurve nach der Eisbildung für den Kältetod der Pflanze eine viel gröfsere Wichtigkeit besitzt als die bisher hauptsächlich studierten Phasen: Unterkühlungspunkt, Gefrierpunkt und der durch seinen Umfang faszinierende plötzliche Temperatursprung zwischen beiden.

Wird nämlich ein parenchymatischer, nicht mit besonders starken Intercellularen versehener, saftreicher Pflanzenteil abgekühlt, so tritt fast regelmäfsig bei Thermometerversuchen, wo das Quecksilbergefäfs in die Pflanzenteile eingequetscht wird und dadurch stets von einer homogenen Zellsafthülle umgeben ist, Unterkältung[2]) des Zellsafts ein. Bei Anwendung der Thermonadel als Mefsinstrument wird die Unterkältung häufiger vermieden, ist aber doch (bei Verwendung der unteren Knoten von *Impatiens parviflora*) eine sehr gewöhnliche Erscheinung. Der Verlauf der Temperaturkurve ist also der, dafs der Abfall über den Gefrierpunkt weg steil nach unten geht. Erst mehr oder weniger weit unter dem (stets wenig unter 0° liegenden) Gefrierpunkt hört der Abfall auf und es tritt eine plötzliche sehr intensive Temperatursteigerung ein, welche die Innentemperatur nach der Theorie der physikalischen Chemie auf den Gefrierpunkt selbst bringen sollte.

Diese als Unterkältung oder Unterkühlung bei allen homogenen Flüssigkeiten wohlbekannte Erscheinung hat darin ihre Ursache, dafs sich behufs Auftreten der Kristallisation im Innern der Flüssigkeit Kerne[3]) bilden müssen. Ein flüssiger Stoff wird sich um so leichter unterkühlen, d. h. unter den Schmelzpunkt (Gefrierpunkt) abkühlen lassen, je weniger Kerne sich in ihm bilden und mit je geringerer Geschwindigkeit letztere wachsen[4]).

---

1) Vergl. auch Pfeffer l. c. pag. 310.
2) Vergl. Pfeffer l. c. pag. 313.
3) Vgl. Nernst l. c. pag. 99.
4) Nernst l. c. pag. 100.

Dabei sind, wenigstens was den ausgepreſsten und durch Filtration und Aufkochen völlig gereinigten Zellsaft von *Impatiens parviflora* betrifft, nach meinen Beobachtungen zwei Labilitätszonen vorhanden: die eine liegt bei und wenig unterhalb des Schmelzpunktes (Gefrierpunktes) der Flüssigkeit, die andere nach dem äuſsersten Unterkühlungspunkt (kritischen Punkt) der Flüssigkeit zu. Diese Labilitätszonen manifestieren sich in der Weise, daſs es in den bezeichneten Kurvenstrecken nur sehr geringer Störungen (Unterbrechung der Kontinuität der Flüssigkeit durch feste Verunreinigungen, Erschütterung) bedarf, um die Kristallisation einzuleiten, während in der gleichfalls zwischen Schmelzpunkt und extremstem Unterkühlungspunkt (um die Mitte der Kurvenstrecke herum) gelegenen Zwischenstrecke selbst starke Erschütterungen selten die Kristallisation einzuleiten vermögen.

Diese Erscheinung, welche vielleicht allgemeinere Giltigkeit hat, die ich aber nur an wenigen Objekten verfolgte, ist am leichtesten (wenn auch nicht am genauesten) bei Messung der Innentemperatur mit dem Quecksilberthermometer zu beobachten. Hat man das Gefäſs des Thermometers in einen Knoten des Stengels von *Impatiens parviflora* eingebracht, so können Stöſse auf das System durch Bewegen des Thermometers leicht ausgeführt werden. Dieselben haben am häufigsten innerhalb der oben bezeichneten Labilitätszonen den Erfolg, daſs Kristallisation eintritt, welche durch Steigen (oder am Schmelzpunkt durch Stehenbleiben) der Quecksilbersäule sich anzeigt. Gleichfalls ist das Vorhandensein der Labilitätszonen daraus zu erschlieſsen, daſs bei Ausarbeitung einer groſsen Zahl von Abkühlungskurven des gleichen Objekts sich stets zwei Gruppen ergeben: solche, die bei *Impatiens parviflora* zwischen —9 und —37 Galvanometerteilstrichen der von mir benützten Thermonadel (= —0,72° bis —2,90°) und solche, die zwischen —63 und —102 Teilstrichen (= —5,01° bis —8,17°) den Übergang zum horizontalen Verlauf (letztere stets unter Einschaltung des plötzlichen Anstiegs der Kurve) aufweisen, während Zwischenkurven wesentlich seltener vorkommen.

Die erstbezeichnete Gruppe von Kurven stellt die Temperaturgänge bei vermiedener oder geringer Unterkühlung, die andere diejenigen bei starker Unterkühlung des Zellsafts im Objekt dar.

Hier sei auf einige unrichtige und zugleich für die Theorie des Erfrierens saftreicher, aber Eisbildung im Innern ertragender Pflanzen wichtige Angaben hingewiesen.

Zunächst kann keine Rede davon sein, daſs praktisch der Unterkühlungspunkt des Zellsafts bei pflanzlichen Organen ein fester Punkt

(„kritischer Punkt") sei, wie Bachmetjew[1]) will. Dieser Autor hat bei seinen Abkühlungsversuchen mit Insekten nebenbei auch mit *Malva silvestris* experimentiert; er glaubt zu der sehr einfachen Regel über das Erfrieren der Insekten gekommen zu sein, dafs der Kältetod dann eintrete, wenn bei der Abkühlung nach eingetretener Kristallisation des Safts und damit erfolgtem Anstieg der Innentemperatur zum Schmelzpunkt (Gefrierpunkt) die Kurve wieder bis zur Temperatur des „kritischen Punktes", bei welchem der Temperatursprung erfolgte, gefallen sei. „Wenn die Temperatur des Schmetterlings niedriger als sein kritischer Punkt sein wird, kann er nicht mehr belebt werden"[2]).

Damit setzt Bachmetjew einen wenigstens für das Individuum festen extremen Unterkältungspunkt voraus. Zwar geben seine Resultate[3]) sehr grofse Differenzen der kritischen Punkte einer und derselben Spezies und auch sein unwahrscheinliches Ergebnis[4]), dafs die Geschlechter der Insekten bei sehr differenten Temperaturen den kritischen Punkt haben (und dementsprechend nach seiner Theorie auch bei gewaltig differenten Temperaturen erfrieren müfsten) spricht nicht für die Richtigkeit seiner Annahme von wenigstens für das Individuum festen kritischen Punkten, sowie für die Zulässigkeit seiner Erfrierungstheorie. Für Pflanzen gilt dieselbe sicher nicht, den ich habe oft den Temperatursprung erfolgen und die Temperatur wieder unter den kritischen Punkt fallen sehen, ohne dafs das Untersuchungsobjekt tot war.

Immerhin könnten die Verhältnisse bei Insekten insofern etwas anders liegen wie bei Pflanzen, als jene eine stete (ob auch bei Temperaturen unter 0° noch vorhandene?) Bewegung des Blutsaftes im Innern aufweisen und durch diese Bewegung schon eine Störung der Flüssigkeit (Kernbildung, s. oben pag. 98) bewirkt werden könnte, welche eventuell die Schwankungen des kritischen Punktes einschränkt[5]).

Bei Pflanzen aber ist praktisch von einer festen Lage des kritischen Punktes auch für dasselbe Individuum keine Rede. Nur

1) Bachmetjew l. c. pag. 127; H. Müller-Thurgau [l. c. XV (1886) pag. 490—492] dagegen zeigt in seinen Tabellen der „Überkältungspunkte", dafs er nicht mit festen Punkten rechnet.

2) Bachmetjew l. c. pag. 129.

3) Bachmetjew l. c. pag. 127 *(Aporia crataegi)*.

4) Bachmetjew l. c. pag. 128.

5) Doch betont Bachmetjew (l. c. pag 127) besonders, dafs Erschütterung der Schmetterlinge auf ihren kritischen Punkt keinen Einflufs habe.

durch Versuchsreihen kann festgestellt werden, welches die untere Grenze der kritischen Punkte erfahrungsgemäfs ist. Hier wirken einerseits (wie unten auszuführen sein wird) ganz bestimmte Agentien auf Kernbildung und Kristallisation innerhalb der oberen Labilitätszone (dicht unter dem Schmelzpunkt des Zellsafts) hin; anderseits ist in der unteren Labilitätszone die Menge der störenden Zufälligkeiten, welche nur schwer sich beim Experiment ausschalten lassen und in der Natur stets vorhanden sind (Windbewegung, Schalleinwirkungen etc.) eine so grofse, dafs die theoretisch vorhandene Stabilität des extremsten Unterkühlungspunktes völlig schwindet.

Ferner sei darauf hingewiesen, dafs die Annahme, jede Pflanze müsse unterkältet werden, um zu gefrieren, ein für die Theorie des Erfrierens saftreicher und zugleich eisbeständiger Pflanzen bedenklicher Irrtum ist.

Müller-Thurgau hatte bei seinen diesbezüglichen mannigfachen Versuchen insbesondere die Unterkühlungserscheinungen im Auge und hat die nach seiner eigenen Angabe sehr häufig aufgetretenen Fälle, dafs keine Unterkühlung eintrat, als Fehlversuche verworfen[1]). Nur so ist es erklärlich, dafs er den Satz aufstellte[2]), dafs eine mehr oder minder ansehnliche Unterkühlung nötig sei, um in der Pflanze die Eisbildung einzuleiten.

Dieser Satz hat im allgemeinen nur für saftreiche parenchymatische Pflanzenteile ohne Intercellularräume Geltung. Soweit andere Pflanzenteile (Blätter etc.) in Frage kommen, tritt überhaupt keine oder nur eine relativ schwache Unterkühlung (innerhalb der oberen Labilitätszone) auf. Ob überhaupt die in Capillarräumen mögliche, tief unter die Unterkühlungsgrenze nicht in capillarer Spannung befindlicher Flüssigkeiten herabgehende[3]) extremste Unterkühlung auch in homogenen Pflanzenteilen jemals erreicht wird, ist mir sehr zweifelhaft. Untersuchungen über diese Frage sind noch nicht zum Abschlufs gelangt.

Im Verlauf der Experimente wurde ich bei Verfolgung der Unterkühlungserscheinungen oft dadurch gestört, dafs das Unterkühlungsphänomen nicht eintrat. Dies war insbesondere dann der Fall, wenn die Pflanzenteile nicht allseitig von Luft umgeben waren, son-

1) Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 474.

2) Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 459 und besonders pag. 486; vgl. auch Molisch l. c. pag. 67 und ebenso Pfeffer l. c. pag. 306 und etwas eingeschränkt pag. 297.

3) Vgl. Molisch l. c. pag. 18, 44; Pfeffer l. c. pag. 313.

dern sich an der Nadel gelockert hatten und irgendwo das Glas berührten. Dieser Fall der Unterkühlungsverhinderung ist ohne weiteres dadurch erklärlich, dafs im Objekt dort, wo es nicht durch eine Lufthülle isoliert wird, die niedrige Temperatur des Glases lokale starke Abkühlung und lokale Eisbildung bewirkt, welche im übrigen Objekt die Unterkühlung verhindert.

Auch beim Experimentieren mit dem Prefssaft von *Impatiens parviflora* wurde beobachtet, dafs die Unterkühlung häufig nicht eintrat. In solchen Fällen kann der steile Abfall der Temperaturkurve bereits bei ungefähr + 3° beginnen flacher zu werden, um bei —0,7° in die horizontale Linie des Gefrierens des Wassers überzugehen. Die centrale Lage der Thermonadel in der Achse des mit Saft erfüllten Reagensglases hat zur Folge, dafs am Glas selbst schon ein bedeutender Eismantel vorhanden sein kann, ohne dafs (besonders in Anbetracht der bei der Kristallisation erzeugten Wärme) die Flüssigkeit um die Nadel herum schon zum Schmelzpunkt abgekühlt ist. Das Eis an der Peripherie verhindert dann selbstverständlicherweise die Unterkühlung der Flüssigkeit in der Umgebung der Nadel.

Derartige Verhinderungen der Unterkühlung wurden bei den Versuchen längere Zeit als sehr unangenehme Fehlversuche angesehen, bis ihre Ursache und ihre für die Theorie des Erfrierens wichtige Bedeutung erkannt wurde.

Prefssaft von *Impatiens parviflora* kann nicht wesentlich unterkühlt werden, so lange er trüb ist. Ob kolloidale Teile, welche die Filter passieren, oder kristallische (die Rhaphiden dringen mit Leichtigkeit durch dreifache Papierfilter durch) die Kristallisationskerne abgeben, sei dahingestellt.

Wird der Prefssaft mehrmals aufgekocht und filtriert, so gelingt es leicht, eine absolut klare, hell weingelbe Flüssigkeit zu erhalten, welche nicht mehr absetzt, keinen Filterrückstand läfst und als homogen anzusehen ist. — Mit derart gereinigtem Saft wurden die Experimente angestellt.

Auch solcher homogener Saft ergab sehr häufig bei aller Vorsicht des Experimentierens keine Unterkühlung. Bricht man in diesem Fall die Abkühlung nicht ab, sondern läfst die ganze Menge des Saftes erstarren, so sieht man bei raschem Auftauen erstaunliche Mengen kleinster Gasbläschen[1]) aufsteigen. Die Flüssigkeit läfst also beim Erstarren gelöstes Gas sich ausscheiden. Erst dann, wenn durch

1) Vergl. z. B. auch Molisch l. c. pag. 8, 27.

wiederholtes Ausfrieren alles gelöste Gas entfernt und durch Aufbringen einer Ölschicht Neuaufnahme von Gas verhindert wird, hat man das Eintreten der Unterkühlung mit Sicherheit in der Hand.

Man wird in diesen Gasbläschen, welche bei Abkühlung der das Gas in gelöstem Zustand enthaltenden Flüssigkeit entstehen, nicht direkt die Kristallisationskerne sehen dürfen; wohl aber wirkt die infolge der Temperaturerniedrigung eintretende Abscheidung des Gases lokal (um jedes Bläschen herum) wärmebindend, schafft also kleinste tiefe Abkühlungspunkte, welche ihrerseits die Kernbildung behufs allgemeiner Kristallisation bewirken.

Diese Beobachtung, dafs lufthaltiger Zellsaft nicht oder nicht tief unterkühlt werden kann, ist geeignet, eine ganze Anzahl von Beobachtungen an gefrorenen Pflanzen in Zusammenhang zu bringen und zu erklären.

Dafs die dünne Wasserschicht, welche die Zellwände gegen die Intercellularräume hin überzieht, bei genügender Abkühlung zuerst gefrieren müsse, ist keineswegs so selbstverständlich, wie dies allgemein[1]) angenommen wird. Angesichts der bedeutenden Oberflächenspannung dieses Wasserhäutchens sollte man eher das Gegenteil vermuten. Wohl aber wird das der Erstarrung des Zellsafts weit vorausgehende Gefrieren der extracellularen Flüssigkeit dadurch erklärt, dafs sie an die Luft angrenzt und deshalb die gröfste Gasmenge gelöst enthält.

Mit dem Gefrieren dieses extracellularen Wassers beginnt dann sowohl eine langsame Entwässerung der Protoplasten, wie die Anhäufung des Eises an Stellen, wo durch die Eisbildung keine allzu nachteiligen Zerreifsungen eintreten[2]).

Gleichfalls durch den Gasreichtum der Flüssigkeit erklärt wird die zweite bevorzugte Stelle des ersten Auftretens des Eises, nämlich in den toten Tracheen der Holzkörper[3]). Unterstützt wird die Eisbildung hier auch durch die allgemein anzunehmende Zuckerarmut des winterlichen Gefäfswassers[4]).

Auch im Innern lebender zellsaftreicher Parenchymzellen pflegt das Gefrieren des Zellsaftes vom Auftreten von Gasblasen begleitet

---

1) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 136; Sachs in Ber. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. XII (1860) pag. 12; Pfeffer l. c. pag. 308.

2) Vergl. Pfeffer l. c. pag. 307.

3) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 481.

4) Vergl. A. Fischer im Jahrb. f. wissensch. Bot. XXII (1891) pag. 84.

zu sein, was schon H. Müller-Thurgau[1]) und Molisch[2]) beobachtet haben. Dies Auftreten von Gasblasen ist, wie ich nach eigenen Versuchen bestätigen kann, beim Gefrieren von Zellsaft mindestens sehr häufig, vielleicht allgemein. Molisch benützt mit Recht das Vorhandensein der Blasen als Kriterium dafür, dafs Eis in den Zellen gebildet wurde.

Wo immer Gas im Zellsaft gelöst ist, wird die Unterkühlung entweder vollständig verhindert oder doch gemindert; dies geht aus den oben beschriebenen Experimenten mit Prefssaft hervor.

Auf eine zweite Ursache der Unterkühlungsverhinderung oder -Verminderung wurde ich aufmerksam, als ich (vergl. oben pag. 103) mit dem von Öl bedeckten Zellsaft arbeitete. Verwendung fanden Ricinus- und Olivenöl, welche beide selbst in dünner Schicht den Abschlufs der Flüssigkeit gegen die Luft sicher bewirken.

Wird nun die mit Öl bedeckte Flüssigkeit behufs Entfernung der ausgefrorenen Gasblasen unvorsichtig erwärmt, so kann alle Luft ausgetrieben sein und trotzdem die Unterkühlung nicht eintreten. In diesem Falle wird man finden, dafs eine partielle Emulgierung des Öls stattgefunden hat.

Ebenso wie gelöste Luft verhindert oder vermindert emulgiertes Öl die Unterkühlung in saftreichen Pflanzenteilen.

Ferner wirkt, nach bisheriger Erfahrung, unterkühlungshemmend das Vorhandensein von Gummi (gelöst, aber nicht mit der Flüssigkeit gekocht!), Kirschgummi, Pflanzenschleim.

Endlich sei darauf hingewiesen, dafs in Wasser abgekühlte Pflanzenteile stets ohne oder ohne wesentliche Unterkühlung gefrieren. Dies gibt das Mittel, experimentell das Gefrieren ohne Unterkühlung sicher zu erzielen.

Die entgegengesetzte Art des Gefrierens, nämlich mit möglichst starker Unterkühlung, hat man in der Hand, wenn man die Untersuchungsobjekte in Ricinusöl abkühlt.

Mit diesen beiden technischen Hilfen — sicher eintretender Unterkühlung in Ricinusöl, sicher verhinderter Unterkühlung in Wasser — wird es leicht, nachzuweisen, dafs Stammstücke von *Impatiens parviflora* rascher erfrieren, also rascher zu ultra-

1) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 142.

2) Molisch l. c. pag. 27.

minimaler Temperatur abgekühlt werden, wenn das Gefrieren mit Unterkühlung eintritt, als wenn Unterkühlung verhindert wird.

Versuche, welche mit anderen, die Eisbildung in den Geweben aushaltenden Pflanzenteilen gemacht wurden, hatten das gleiche Resultat, welches eine neue Theorie des Erfrierens eisbeständiger Pflanzen darstellt:

Je früher die Eisbildung in saftreichen, eisbeständigen Pflanzenorganen eintritt, um so länger bewahren dieselben eine das Minimum übersteigende Innentemperatur.

Eine Anzahl von Beobachtungsreihen, welche dies beweisen, findet sich in den Zahlentabellen pag. 106 und 107.

Zur Interpretation dieser Zahlentabellen, welche ohne weiteres in Kurvenform gezeichnet werden können und dann die vorliegenden Verhältnisse wesentlich übersichtlicher zeigen, sei folgendes bemerkt:

Die spezifische Wärme von Ricinusöl ist geringer als die von Wasser; der Ausschlag zuungunsten der unterkühlten Probestücke ist deswegen in Wirklichkeit nicht ganz so grofs, wie er nach den Zahlenreihen erscheinen könnte. Immerhin ist er, selbst nach Anbringung diesbezüglicher Korrekturen, noch so gewaltig, dafs Zweifel über die für die Wärmebewahrung der unterkühlten Exemplare höchst ungünstige Wirkung der Unterkühlung nicht möglich sind. — Es wäre leicht, aus dem vorhandenen Beobachtungsmaterial auch Zahlenreihen vorzuführen, welche mit und ohne Unterkühlung in Luft gewonnen wurden; die hier gegebenen abzudrucken wurde vorgezogen, weil die experimentelle Nachprüfung der hier dargestellten Kurven leichter und sicherer sich ermöglicht.

Objekt a ist ohne jede Unterkühlung gefroren; der Temperaturverlauf im Innern geht von +150 bis —8 abwärts (wobei, wie die graphische Darstellung der Kurve zeigt, etwa bei +20 der Abfall langsamer wird); —8 wird nach 22′47″ erreicht; darauf hält sich die Temperatur bis 36′0″ auf —8 und fällt von 36′0″ bis 48′0″ (hier wurde der Versuch abgebrochen) bis —9.

Objekt b ist mit schwacher Unterkühlung gefroren. Die Temperatur geht von +150 bis —28 abwärts, die untere Grenze wird nach 23′31″ erreicht. Dann folgt ein kurzer horizontaler Verlauf der Kurve (äufserliches Gefrieren des Objekts) bis 24′30″, darauf ein langsamer Anstieg bei weiter vorschreitendem Gefrieren, welcher seine Höhe mit —26 nach 25′52″ erreicht. Auf dieser Höhe hält

Impatiens parviflora, gleiche Stengelstücke.

Aufsentemperatur = —14,5°.

Unter Wasser, ohne resp. ohne wesentliche Unterkühlung gefroren. Alle Objekte am Leben geblieben.

Galvanometer-teilstriche	Temp. in Centigrad	Zeit in Minuten und Sekunden a	b	c
150	9,93	0,0	0,0	0,0
130	9,34	2,2	1,32	2,3
110	8,75	4,16	3,16	4,24
90	7,16	6,40	5,15	6,47
70	5,57	9,17	7,24	9,32
50	3,98	11,50	9,46	12,26
40	3,18	13,7	11,2	13,53
30	2,39	14,28	12,30	15,22
20	1,59	15,55	14,0	17,2
10	0,80	17,39	15,47	18,45
0	0	19,55	17,27	20,40
— 5	0,40	21,40	18,14	21,31
— 6	0,48	22,0	18,22	
— 7	0,56	22,25	18,33	21,43
— 8	0,64	22,47—36,0	18,44	21,51
— 9	0,72	48,0	18,54	22,1 × 28,45—34,45
—10	0,80		19,2	22,12 × 26,1 × 38,15—49,0
—11	0,87		19,15	22,24 × 25,51
—12	0,95		19,27	22,35 × 25,42
—13	1,03		19,40	22,46 × 25,30
—14	1,11		20,7	22,59 × 25,18
—15	1,19		20,18	23,8
—16	1,27		20,31	23,17
—17	1,35		20,45	23,30 × 25,1
—18	1,43		20,58	23,44
—19	1,51		21,11	23,55

Unter Oleum Ricini, mit starker Unterkühlung gefroren. Alle Objekte sind tot.

Galvanometer-teilstriche	Temp. in Centigrad	Zeit in Minuten und Sekunden d	e	f
150	9,93	0,0	0,0	0,0
130	9,34	1,15	1,17	1,20
110	8,75	2,45	2,39	2,44
90	7,16	4,25	4,5	4,19
70	5,57	6,15	5,40	5,58
50	3,98	8,0	7,20	7,39
30	2,39	9,45	9,15	9,30
10	0,80	11,50	11,22	11,36
0	0	12,55	12,35	12,45
— 5	0,40	13,29	13,15	13,25
— 10	0,80	14,1	13,55	14,9
— 15	1,19	14,40	14,34	14,54
— 20	1,59	15,29	15,17	15,36
— 25	1,98	16,1	16,0	16,20
— 30	2,39	16,45	16,43	17,5
— 35	2,78	17,28	17,25	17,58
— 40	3,18	18,10	18,16	18,43
— 41	3,27			27,55
— 42	3,36			28,10
— 43	3,45			28,25
— 44	3,53			28,39
— 45	3,58	19,0 × 26,18	19,10	19,31 × 29,2
— 46	3,67	26,38		29,24
— 47	3,76	26,57		29,44
— 48	3,83	27,15	30,45	30,5
— 49	3,92	27,37	31,6	30,24

—20	1,59		21,22	24,7
—21	1,67		21,37	24,23
—22	1,75		21,48	24,43
—23	1,83		22,4	25,0
—24	1,91		22,15	
—25	1,98		22,32	
—26	2,07		22,51 × 25,52—29,0	
—27	2,15		23,12 × 25,2 × 47,0	
—28	2,23		23,31—24,30	

— 50	3,98	19,45 × 28,3	20,5 × 31,15	20,25 × 30,45
— 51	4,06	28,20		31,9
— 52	4,16	28,40	31,40	31,24
— 53	4,25	29,0	31,55	31,43
— 54	4,34	29,28	32,12	31,59
— 55	4,37	20,35 × 29,50	20,55 × 32,35	21,15 × 32,30
— 56	4,46	30,22	32,53	32,40
— 57	4,55	30,48	33,9	33,5
— 58	4,64	31,20	33,30	33,34
— 59	4,73	31,48	33,48	34,5
— 60	4,77	21,47 × 32,18	21,48 × 34,10	22,10 × 34,40
— 61	4,86	32,45	34,35	35,19
— 62	4,95	33,15	34,55	36,0
— 63	5,01	33,45	35,23	36,54
— 64	5,10	34,17	35,40	37,45
— 65	5,17	22,45 × 34,58	22,42 × 35,58	23,8 × 38,27
— 66	5,25		36,25	39,10
— 67	5,35		36,58	39,32
— 68	5,43		38,6	40,43
— 69	5,52			41,15
— 70	5,57	22,42	23,39	24,10 × 41,40
— 71	5,66		38,34	42,5
— 72	5,75		38,58	42,28
— 73	5,83		39,20	42,50
— 74	5,91		39,43	43,18
— 75	5,97	22,48	24,38 × 40,4	25,12 × 43,43
— 76	6,05		40,28	
— 77	6,13		41,0	
— 78	6,21		41,20	
— 79	6,29		41,50	
— 80	6,36	24,45	25,40 × 42,20	26,20
— 81	6,43		42,43	
— 82	6,51		43,15	
— 83	6,59		43,55	
— 84	6,68		44,30	
— 85	6,76	25,27	26,44 × 45,5	27,28
— 86	6,86	26,12		
— 90	7,16		27,50	
— 95	7,56		29,0	
—100	8,05		30,15	

sich die Temperatur bis 29′0″ und fällt gegen Abschlufs des Versuchs in fast 29 Minuten (Zahl 47′0″) um einen Teilstrich bis auf —27.

Objekt c wurde seines etwas unregelmäfsigen Temperaturverlaufs wegen gewählt. Die Innentemperatur geht hier von +150 bis —23 ziemlich stetig abwärts; —23 wird nach 25′0″ erreicht. Darauf kommt eine ganz allmähliche Erwärmung auf —9 (28′45″); hier steht die Temperatur bis 34′45″ und braucht dann zum Fallen um einen Teilstrich weitere 15 Minuten (10 = 38′15″ bis 49′0″).

Schon im kleinen Rahmen dieser wenigen Versuche zeigt sich der zu beweisende Satz bestätigt: Ohne Unterkühlung wird (innerhalb der Versuchsdauer) bei a —9 nicht überschritten und die Abkühlung bis zu diesem Punkt dauerte 48 Minuten. Wann die Temperatur —10 erreicht worden wäre, blieb ununtersucht; nach Analogie der anderen Kurven hätten wenigstens noch 8 Minuten dazu gehört. — Das Objekt mit der ganz geringen Unterkühlung auf 14 Teilstriche unter seinen Gefrierpunkt (der 1 Teilstrich tiefer liegt als derjenige von a) ist c. Hier wird (nach der Kristallisation) Temperatur —10 nach 49 Minuten schon nach unten verlassen. — Noch stärker ist die (immerhin sehr mäfsige) Unterkühlung bei b. Nach ungefähr der gleichen Zeit wie die vorigen Objekte steht b (47 Minuten) auf —27.

Gemeinsam ist den Kurven a—c, dafs sie nach länger als $^3/_4$ Stunden nicht unter —27 Teilstriche gefallen sind.

Ganz andere Resultate ergeben die Objekte, welche mit starker Unterkühlung gefroren sind (d—f).

Objekt d fällt von +150 auf —86 in 26′12″, steigt darauf jäh auf —45 (26′18″) und fällt ziemlich rasch wieder; nach rund 35 Minuten steht seine Innentemperatur auf —65.

Objekt f fällt nicht ganz so tief (von +150 auf —75 in 25′12″); sein Temperatursprung ist etwas höher und führt auf —41 (27′55″); nach rund 35 Minuten steht seine Innentemperatur auf —61.

Objekt e hat von +150 auf —100 einen tieferen Abfall als die beiden vorhergehenden; es erreicht seinen Unterkühlungspunkt nach 30′15″. Der Anstieg (bis —48) ist weniger hoch als der von Objekt d; nach rund 35 Minuten steht seine Innentemperatur auf —62.

Die Kurven d, e, f erreichen alle sehr tiefe Temperaturgrade schon nach sehr kurzer Zeit; ihr Anstieg nach der Unterkühlung ist nun trotz seiner Gröfse nicht imstande, die Innentemperatur auch nur annähernd auf die Höhe zu bringen, welche von den Objekten, deren Unterkühlung verhindert wurde oder gering war, gehalten

wurde. Nach ungefähr $^{3}/_{4}$ Stunden ist ihre definitive Temperatur (von der Unterkühlung ganz abgesehen) auf etwa —8° gefallen.

Die Erklärung für dies gegensätzliche Verhalten von Pflanzenteilen, welche einerseits mit und anderseits ohne Unterkühlung gefrieren, ist zweifellos die einfache Erwägung, dafs die Wärmeleitung in Eis eine sehr viel langsamere ist als die in Wasser. In tropfbar flüssigen Körpern verbreitet sich die Wärme durch Strömung. Der Übergang des Zellsafts in den festen Aggregatzustand schützt ohne weiteres die in der Pflanze noch vorhandene Energie vor allzu raschem Abströmen[1]). Der Eskimo baut sich ein Eishaus, um in demselben warm zu haben.

Wie oben (pag. 95) bereits angedeutet, ist es leicht, eine sehr genaue Schätzung der Leitungsfähigkeitsverminderung durch den Übergang des Zellsafts in den festen Aggregatzustand in der Weise vorzunehmen, dafs man die Winkel, welche bei graphischer Darstellung der Temperaturkurven vor Eintritt der Kristallisation und nach vollendeter Erstarrung mit der Abscisse gebildet werden, mifst und vergleicht.

Unter Beobachtung der Vorsicht, dafs nach beendeter Kristallisation erst dann beweisende Verhältnisse angenommen werden, wenn die Abfallslinien auf längere Strecken wieder völlig gerade verlaufen, sowie dafs vor der Erstarrung gleichfalls geradliniger Abfall erfolgt ist, ergeben sich für *Impatiens parviflora* folgende Zahlen:

Winkel vor der Kristallisation	Zugehörige Winkel nach der Kristallisation
14° 30′ 2″	30° 14′ 25″
15° 4′ 56″	31° 20′ 56″
13° 16′ 5″	27° 34′ 58″
14° 2′ 18″	29° 15′ 8″
Durchschnitt: 14° 13′ 20″	29° 36′ 22″

Bei dem bezeichneten Objekt ist also die Wärmeableitung durch den flüssigen Saft mehr als doppelt so grofs als die durch den erstarrten.

Mit dem Satz, dafs die Eisbildung in den Geweben eisbeständiger Pflanzen den Rest der nach dem Erstarren im Innern der Organe vorhandenen freien Wärme schützt, also dem Leben nützlich ist,

1) Dieser Erkenntnis sehr nahe ist schon Müller-Thurgau [l. c. XV (1886) pag. 494], wenn er darauf hinweist, dafs in einer Miete die äufseren gefrorenen Rüben die inneren vor dem Erfrieren bewahren.

trete ich in Gegensatz zu meinen Vorgängern, welche die Hauptgefahr für das Pflanzenleben in der Eisbildung in den Geweben sehen.

Ein Schulbeispiel für die Richtigkeit der hier vorgetragenen Theorie ist der zuerst von Molisch[1]) in Anschluſs an Sachs[2]) durchgeführte Versuch, eine Pflanze teilweise in Wasser zu stellen und das Ganze niederer Temperatur auszusetzen. Molisch arbeitete mit *Tradescantia zebrina* in der Weise, daſs er einen Sproſs in ein mit Wasser gefülltes Becherglas derart einhängte, daſs die Hälfte des Sprosses von Wasser, die andere dagegen von Luft umgeben war. Wurde nun das Objekt über Nacht der Temperatur von —5° ausgesetzt, so beobachtete er bei langsamem Auftauen des Eises in kühlem Raum, daſs die obere in die Luft ragende Sproſshälfte vollständig erfroren war, während die untere, soweit sie in Eis steckte, unbeschädigt blieb.

Hier bezweifelt Molisch, daſs ein Gefrieren der von Wasser umgebenen Gewebe wirklich stattgefunden habe, wie er auch bezüglich der Sachs'schen Versuche, Stücke von Kürbis, Rübe, Bohne, Saubohne, Tabak in Wasser einfrieren zu lassen, wobei dieselben nach Sachs die härtesten Kältegrade überstehen, zweifelhaft ist.

Dies geschieht mit Unrecht, denn bei meinen in Wasser unter den Gefrierpunkt abgekühlten Objekten wurde durch den Gang der Temperatur im Innern (durch Eintreten eines geringen Temperatursprungs von der Unterkühlungs- zur Schmelztemperatur oder durch horizontalen Verlauf und folgenden Abfall der Kurve) unzweifelhaft bewiesen, daſs intensive und vollständige Eisbildung in den Geweben eintrat. Trotzdem blieben alle Objekte am Leben.

Die Erklärung liegt in der verschiedenen Natur der den oben angezogenen *Tradescantia*-Sproſs umgebenden Medien und in dem von diesen Medien bedingten verschiedenartigen Gefrieren seiner Teile. Die obere von Luft umgebene Hälfte wird mit Unterkältung rasch abgekühlt, sie erfriert. Soweit die Pflanze dagegen in Wasser steckt, geht die Abkühlung (gemäſs der hohen spezifischen Wärme des umgebenden Mediums) langsam vor sich, und sowohl durch das gefrierende Wasser ringsum[3]) wie durch das Eis in den bereits gefrorenen

1) Molisch l. c. pag. 43.

2) Sachs in Landwirtsch. Versuchsstat. II (1860) pag. 25.

3) In der Unterkühlungsverhinderung durch den Pflanzenteilen anliegendes Eis dürfte auch der Vorteil der (den Schnee lange Zeit haltenden) „rauhen Furche" für das Wintergetreide zu finden sein. [Vergl. eine andere Erklärung bei H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 552.]

in Luft befindlichen Geweben wird die Unterkühlung verhindert[1]). Das Absinken der Temperatur unter das spezifische Minimum wird, wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers und wegen der bereits beim Taupunkt eintretenden Eisbildung in der Pflanze, später überschritten und damit der Todespunkt später erreicht werden im unteren, von Wasser umgebenen Teil der Pflanze als im oberen in die Luft ragenden.

Es wurde hier von langsamer und rascher Abkühlung gesprochen, weil der Temperaturabfall in einem von Wasser umgebenen Objekt ein viel langsamerer ist als in einem von Luft umgebenen. Dies tritt, trotz der geringeren Wärmeleitungsfähigkeit der Luft, nur der hohen spezifischen Wärme des Wassers wegen ein und mufste hier als Accidens angegeben werden. Im übrigen haben meine Versuche durchaus das Resultat der mit dem gleichen Gegenstand beschäftigten Forscher (aufser Sachs) gehabt[2]), dafs die Geschwindigkeit des Gefrierens und Auftauens für das Leben der eisbeständigen Pflanzen im allgemeinen ohne erkennbare Bedeutung ist.

Eingeschaltet sei hier, dafs meine Versuche auch eine Erklärung für die wenigen Ausnahmefälle geliefert haben, bei welchen rasches Auftauen den Tod herbeiführte, während langsameres die Objekte zu retten vermochte.

Für die reifen Früchte von Apfel und Birne hat H. Müller-Thurgau[3]), für das Blatt von *Agave americana* hat Molisch[4]) nachgewiesen, dafs diese Objekte nach mässigem Gefrieren bei sehr langsamem Auftauen lebend erhalten werden können, während rasches Auftauen den Tod herbeiführen kann.

Wird der Saft von *Impatiens parviflora* (besonders schön geht der Versuch, wenn dem Saft 20 % Zucker zugesetzt wird und er dadurch der Konzentration und Natur der Obstsäfte sich nähert) im Reagensglas zu völliger Kristallisation gebracht und dann durch Erwärmen des Gefäfses in der Hand rasch aufgetaut, so tritt meist der Fall ein, dafs oberflächliches Schmelzen, im Innern aber weiterer Temperaturabfall zu beobachten ist. Das Galvanometer zeigte öfters

1) Eisbildung in homogenen Geweben (Blätter scheinen sich anders zu verhalten) setzt sich von Zelle zu Zelle fort, als ob keine Trennungswände vorhanden wären. Bei starker Unterkühlung eines Pflanzenorgans kann die Fortleitung der Eisbildung eine aufserordentlich rasche sein und das Fortschreiten des Prozesses mit einer Explosionswelle (vergl. Nernst l. c. pag. 665) verglichen werden.

2) Vergl. Pfeffer l. c. pag. 300, 317.

3) H. Müller-Thurgau in Schweiz. Zeitschr. f. Obst- und Gartenb. 1894.

4) Molisch l. c. pag. 47.

einen Abfall im Innern an, welcher bis 3,7° unter den vorherigen tiefsten Stand betrug. Hier liegt die gleiche Erscheinung vor, welche beim Verdunsten der flüssigen Kohlensäure und der damit Hand in Hand gehenden Bildung fester Kohlensäure bekannt genug ist: die Schmelzwärme wird bei raschem Auftauen nicht nur der Umgebung, sondern auch den tiefern Schichten des Objekts selbst entnommen und dies dadurch partiell weiter abgekühlt. Liegt das spezifische Minimum nahe unter dem Gefrierpunkt, so kann dieser Wärmeentzug ohne Zweifel erst partiellen, dann allgemeinen Tod der Objekte herbeiführen.

Mit *Agave* hat Verf. nicht experimentiert; bei völlig gefrorenen Äpfeln aber wurden bei raschem Auftauen in der warmen Hand etwa 5 mm unter der Oberfläche Temperatursenkungen bis 1,8° beobachtet.

Es ist zu erwarten, dafs die Erscheinung des Absterbens von Pflanzen bei raschem Auftauen noch mehrfach bei solchen Objekten aufgefunden werden wird, welche sehr viel Wasser und zugleich sehr reichlich darin gelöste Körper enthalten. Denn mit der Menge der plötzlich auftauenden Kristallmassen mufs die Wärmeabsorption wachsen.

Aus der hier gegebenen Erklärung geht hervor, dafs auch die scheinbaren Ausnahmen von der allgemeinen Regel (dafs die Geschwindigkeit des Auftauens auf das Leben der Pflanzen keinen Einflufs hat, sondern dafs die Abkühlung unter ein spezifisches Minimum den Tod herbeiführt) sich ungezwungen dem Schema als Spezialfälle eingliedern lassen.

Von jeder neuen Theorie mufs, soll sie ihre Berechtigung erweisen, verlangt werden, dafs sie bisher zusammenhangslose Einzelbeobachtungen und nicht erklärte Tatsachen in Zusammenhang bringt und verständlich macht.

Hier sei zunächst auf die Erscheinung hingewiesen, dafs viele submerse Wasserpflanzen ein fast unbeschränktes geographisches Areal einnehmen.

Man wird dies nicht allein durch die Leichtigkeit der Verbreitung derartiger Gewächse durch Wasservögel erklären können, denn Wassergewächse mit in die Luft ragenden Blättern verhalten sich wesentlich verschieden.

Als typisches Beispiel sei hier *Aldrovanda vesiculosa* erwähnt, deren Tellereisenfangapparate nur in warmem Wasser der tropischen und subtropischen Zone sich ausgebildet haben können und darin

funktionsfähig sind [1]), an den nördlichen Standorten unserer Flora dagegen die bekannte zusammengeklappte Blasenform zeigen.

Die submerse Tropenpflanze *Aldrovanda* wird sowohl durch die hohe spezifische Wärme des Wassers wie durch die Verhinderung der Unterkältung ihres Zellsaftes genau ebenso vor dem Erfrieren bewahrt, wie dies bei dem oben (pag. 110) zitierten untergetauchten Teil des Sprosses von *Tradescantia zebrina* im Experiment der Fall war.

Gleichfalls hier einzufügen dürfte die Erscheinung sein, dafs bei der Mehrzahl der Wassergewächse unserer Breiten die Überwinterung mittels Winterknospen jene durch die (weit kältebeständigeren) Samen an Wichtigkeit beträchtlich übertrifft.

Inwieweit die Verhinderung der Unterkühlung durch Pflanzenschleim für alpine und Steppengewächse von Wichtigkeit ist, mufs noch genauer untersucht werden. Bemerkenswert ist jedenfalls, dafs der Besitz von Pflanzenschleim, welcher bisher allein mit der Speicherung von Wasser in Verbindung gebracht wurde, auch mit dem Erfrierungsschutz in Zusammenhang steht in gleicher Weise, wie die hauptsächlich dem Verdunstungs- und Insolationsschutz dienenden Haarbekleidungen und andere ähnliche Einrichtungen [2]) auch die Wärmeausstrahlung herabsetzen. Die Funktion der Wasserbewahrung und des Kälteschutzes gehen faktisch, auch ohne Annahme einer Identität von Kältetod und Austrocknungstod, völlig parallel.

So wird es verständlich, dafs die regionär an die subalpine und alpine Formation der hohen Berge grenzende Flora des schattigen Waldes nur wenig zur Artbildung der Höhenflora beigetragen hat, während Tiefenformationen von steppenartigem Charakter für die meisten frostbeständigen alpinen Arten (erinnert sei an die interessanten Hochfloren von Apennin, Armenien, Anden) den Ursprung darstellt.

In die Wirkung der Aufsenbedingungen auf das Erfrieren von Pflanzen wurde bisher keinerlei klare Einsicht gewonnen. Vielleicht können Verhältnisse, wie sie Pfeffer [3]) andeutet, dafs häufig die am Nordabhange eines Berges stehenden Individuen eines Waldbaums frosthärter sind, zuweilen aber auch leichter erfrieren als die an dem Südabhang erwachsenen Exemplare, jeweils als Einzelfälle Erklärung finden, wenn zufällig vorhandene auf die Unterkühlung der Säfte einwirkende Verhältnisse berücksichtigt werden.

1) F. Cohn in Cohns Beitr. I (1875) pag. 78.
2) Vgl. auch Pfeffer l. c. pag. 848, 849.
3) Pfeffer l. c. pag. 803.

Hier seien Beobachtungen angeführt, welche mir die Herren Garteninspektor Schwan in Halle und Förster Plume auf Scharfenstein bei Ilsenburg mitteilten und welche erwähnenswert erscheinen. Beide Herren schilderten Fälle, in welchen, bei im übrigen gleichen Aufsenbedingungen (insbesondere gleicher Temperatur) benachbart stehende Bäume erfroren, wenn sie lokal im Windschutz waren, während die windbewegten Exemplare intakt blieben. Im ersten Fall handelte es sich um eine winterkahle Allee von *Juglans regia,* welche sich einen Berg hinauf erstreckte und in der die obern, dem Wind ausgesetzten Exemplare völlig gesund blieben, die untern windgeschützten dagegen erfroren. Der zweite Fall betrifft Buchen in dichtem Bestand, deren junge Blätter am Leben blieben, soweit die Exemplare im Wind am Waldrand standen oder über den Bestand hinausragten, während die Blätter der vor Wind geschützten Exemplare erfroren seien. In den Kreisen der Forstbeamten sei es durchaus bekannt, dafs „stagnierende“ Luft eine grofse Erfrierungsgefahr bilde.

Goeppert[1]) zitiert Buffon und Du Hamel, welche ebenfalls die Winde eher für nützlich als für schädlich halten. „Frühlingsfröste bei Nordwind schadeten an der Mittagsseite oft mehr als an der Nordseite, obgleich es hier kälter sei“.

H. Müller-Thurgau[2]) berichtet gleichfalls von ausgedehnten Frostschäden, welche die jungen Blätter von Eichen, Buchen, Erlen etc. betrafen und wesentlich in Tälern aufgetreten waren, während die nahe belegenen Wälder der Bergrücken wenig oder gar nicht gelitten hatten.

Derselbe[3]) führt (mit wenig einleuchtender Erklärung) die Tatsache an, dafs im Herbst von den Pfählen gelöste (aber nicht auf den Boden gelegte!) Reben weniger leicht erfrieren als die angebunden gebliebenen; erstere wurden durch den geringsten Wind hin- und herbewegt.

Diese Beobachtungen sind durchaus der Erwartung widersprechend. Luftbewegung befördert (auch abgesehen von der Steigerung der Transpiration) die Wärmeabgabe[4]). Solche Tatsachen werden nur dadurch erklärlich, dafs durch das Rütteln des Windes die Unterkältung des Zellsafts verhindert, also die Eisbildung und damit der Schutz des freien Wärmerestes im Innern rasch herbeigeführt wird,

1) Goeppert l. c. pag. 58.
2) H. Müller-Thurgau in Landwirtsch. Jahrb. XV (1886) pag. 467.
3) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 544.
4) Pfeffer l. c. pag. 849.

während die windgeschütztsten Exemplare starker Unterkältung unterliegen.

Endlich hat A. Fischer[1]) darauf aufmerksam gemacht, dafs gerade diejenigen Bäume (Nadelhölzer, Birke), welche die kältesten Standorte in vertikaler wie horizontaler Verbreitung einnehmen, welche also am wenigsten empfindlich gegen Frost sind, während des Winters ihre gesamte Stärke in fettes Öl verwandeln. Unten wird nochmals auf diesen Punkt einzugehen sein; hier sei nur darauf hingewiesen, dafs (vergl. oben pag. 104) fettes Öl in Emulsion die Unterkühlung verhindert und damit, nach der hier entwickelten Theorie, die Frostbeständigkeit vermehrt.

Die im Spätherbst einsetzenden Stoffumwandlungen der eisbeständigen Pflanzen haben überhaupt das gröfste Interesse für die Theorie des Erfrierens der Pflanzen und werden allgemein[2]) als in dieser Beziehung hochwichtig angesehen, ohne dafs bisher eine befriedigende Erklärung der Bedeutung dieser Umsetzungen im Hinblick auf die thermischen Verhältnisse der Pflanzen gegeben wurde.

Wesentlich handelt es sich überall mit Eintritt der kalten Jahreszeit um ein Wegschaffen der Stärke aus Pflanzenorganen, die in Gefahr kommen, tief abgekühlt zu werden. Das Süfswerden der Kartoffeln, welches von H. Müller-Thurgau[3]) studiert wurde, soll allein darauf beruhen, dafs der für die Atmung gebildete Zucker infolge der Herabsetzung der Atmung in der Kälte nicht verbraucht wird, sondern sich anhäuft.

Anders steht es mit der von Russow[4]) entdeckten und von A. Fischer[5]) genauer untersuchten Umwandlung der Rindenstärke in Zucker bei den meisten deutschen Waldbäumen (soweit die Stärke nicht in fettes Öl verwandelt wird) sowie mit der gleichen Veränderung, welche Lidforss[6]) für alle grünen Zellen wintergrüner Gewächse nachgewiesen hat. Hier steht es fest, dafs der gebildete Zucker nicht der Atmung wegen erzeugt wird und im ersten Frühling zur Rückbildung von Stärke Verwendung findet.

---

1) A. Fischer im Jahrb. wissensch. Bot. XXII (1891) pag. 155; vergl. auch Pfeffer l. c. pag. 317.

2) Vergl. A. Fischer l. c., Molisch l. c. pag. 64, Pfeffer l. c.

3) H. Müller-Thurgau l. c. XI (1882) pag. 751 ff.

4) Russow in Sitzungsber. Dorpat. Naturf.-Gesellsch. VI (1882) pag. 492.

5) A. Fischer l. c. pag. 158—160.

6) Lidforss in Bot. Centralbl. XLVIII (1896) pag. 33.

A. Fischer[1]) deutet mit aller Reserve die Möglichkeit an, dafs die Stärke durch die Kälte geschädigt werden könne und dafs es deswegen der Pflanze vielleicht von Vorteil sei, wenn an Stelle der Stärke das resistentere fette Öl trete. — Ohne dafs diese Annahme absolut ausgeschlossen wäre (denn das Verhalten trockener Stärke in den sehr tiefe Temperaturen leicht ertragenden Samen könnte ein anderes sein als das bei sehr tiefer Abkühlung eintretende nasser Stärke in zellsaftreichen Organen) wird man doch diese Hypothese zurückstellen, wenn man bedenkt, dafs auch die gleichfalls relativ tiefen Temperaturen ausgesetzte Stärke im Holz nafs lagert und doch nicht in Zucker umgewandelt wird und besonders wenn nachweisbar durch die Umwandlung der Stärke in Zucker oder Öl ein direkter Vorteil für die Wärmeökonomie der Pflanze entsteht.

Dieser Vorteil ist vorhanden. Bereits oben (pag. 98) wurde angedeutet, dafs ein klares Verhältnis von Unterkühlungspunkt und Gefrierpunkt eines Pflanzenorgans gefunden werden kann, wenn nicht nur die Lösungen in dem Organ, sondern auch die Menge der ungelösten Körper in Betracht gezogen wird.

Wird eine homogene Lösung unterkühlt, so stellt sich ihre Temperatur beim plötzlichen Gefrieren in jähem Sprung genau auf die Gefrier- (Schmelz-) Temperatur ein[2]). In sehr vielen Fällen ist die Bestimmung des Schmelzpunktes von der Unterkühlung aus die praktisch bequemste. Mit ihrer Hilfe hat Verf. stets vor jedem Versuch die Nullpunktsbestimmung des Galvanometers ausgeführt. — Da nach Unterkühlung einer homogenen Flüssigkeit sich bei der Kristallisation stets die Temperatur des Schmelzpunktes einstellt, folgt reciprok, dafs Schmelzpunkt und tiefster Unterkühlungspunkt in folgendem Verhältnis stehen müssen: Einer Flüssigkeit kann Energie nur bis zu der Grenze entzogen werden, bei welcher der bleibende Energierest noch die Temperaturerhöhung auf den Schmelzpunkt bewirken kann.

Anders liegt der Fall, wenn die unterkühlte Flüssigkeit in Berührung steht mit festen Körpern, welche den Gang ihrer Temperatur mitmachen. Unter dieser Bedingung wird die Menge der festen Körper bestimmend sein für die Temperatur, welche bei dem gelegentlich der Eisbildung eintretenden Sprung erreicht wird. Ist die Menge der festen Körper klein, so wird das Wärmequantum, welches von ihnen absorbiert wird nur ein geringes sein und die Schmelztemperatur wird beim Sprung beinahe erreicht werden. Ist die Menge der wärmezeh-

1) A. Fischer l. c. pag. 155.
2) Nernst l. c. pag. 329.

renden Körper dagegen grofs, so stellt sich nach der Unterkühlung der Zellsaft gleich von Anfang an auf eine Eistemperatur, welche tief unter der Schmelztemperatur liegen kann.

Für die Theorie des Erfrierens eisbeständiger Pflanzen ist streng zu unterscheiden zwischen flüssigen und festen Körperkonstituenten. Erstere lassen bei der Kristallisation Wärme frei werden; ich will sie thermisch aktive Bestandteile nennen. Letztere dagegen folgen retardierend der Temperatur der Flüssigkeiten; sie sind thermisch passiv.

An sich könnte es nun gleichgiltig erscheinen, ob die Menge der thermisch aktiven oder der thermisch passiven Bestandteile überwiegt, denn die Summe der freien Wärme in der Pflanze wird nicht dadurch geändert, dafs vor Eintritt des Winters feste Teile (Stärke) in flüssigen Zustand (Zucker oder Öl) umgewandelt werden. Ebensoviel Wärme wie die thermisch passiven Bestandteile brauchen würden, um bei der Kristallisation der thermisch aktiven erwärmt zu werden, genau ebensoviel hätten sie vorher nach aufsen abgeben und um dieselbe Gröfse die Abkühlung der thermisch aktiven Substanzen verzögern können.

Aber dies gilt nur von der freien Wärme, welche bei Beginn der Abkühlung für die festen und gelösten Bestandteile die gleiche ist. Viel gröfsere Wichtigkeit besitzt die latente Energie (Kristallisationswärme) der Flüssigkeiten, welche die freie Wärme der thermisch passiven Bestandteile um ein Vielfaches überragt; sie kommt der Pflanze zugut, sobald die Eisbildung in den Geweben eintritt.

Auch sei nicht übersehen, dafs infolge der vorhandenen Wärmeleitungsdifferenz von gefrorenem und flüssigem Zellsaft (vgl. oben pag. 109) die thermisch passiven Bestandteile vor Eintritt der Eisbildung ihre Wärme relativ rasch abgeben; dieser Umstand bewirkt, dafs, wie oben ausgeführt wurde, bei Anhäufung fester Körper in den Zellen die Schmelztemperatur des Zellsafts nach stattgehabter Unterkühlung nicht erreicht werden kann.

Die Quantität der thermisch passiven Bestandteile ist daher für das Leben der frostbedrohten Pflanze von höchster Bedeutung, ja sie kann bei grofser Menge direkt bedrohlich wirken. Die thermisch passiven Bestandteile einer eisbeständigen Pflanze wirken praktisch wärmezehrend, die thermisch aktiven dagegen Wärme erzeugend.

Diese Überlegungen können mit Leichtigkeit ihre experimentelle Bestätigung finden. Schon bei informatorischen, mit dem Quecksilber-

thermometer angestellten Versuchen war mir die Regel aufgefallen, dafs bei stattgefundener Unterkühlung die beim Temperatursprung erreichte Temperatur dem Nullpunkt umso näher lag, je weniger tief die Unterkühlung gewesen war.

Zunächst wurden diese scheinbar mit den Sätzen der physikalischen Chemie unvereinbaren Beobachtungen für zweifelhaft gehalten und die Ursache der Abweichungen in der Anordnung der Versuche vermutet. — In dieser Beziehung ist, besonders wenn mit dem Galvanometer gemessen wird, öfters grofse Vorsicht nötig. Aber die Resultate der Versuche änderten sich nicht, als die anfänglich nur viermal täglich (jeweils vor und nach den Vormittags- und Nachmittagsversuchen) vorgenommenen Nullpunktbestimmungen vor jedem einzelnen Versuch gemacht wurden. Auch hatten jeweils zwischen Versuchen mit lebenden Pflanzenteilen eingeschaltete Experimente mit homogenem Prefssaft das eindeutige Ergebnis, dafs hier stets ein fester Punkt (Schmelzpunkt) nach der Unterkühlung erreicht wurde. Bei den lebenden Objekten dagegen (und ebenso bei abgetöteten) lagen Unterkühlungspunkte und Schmelzpunkte bald tief, bald hoch.

Besonders beweisend in dieser Richtung sind Experimente, welche mit Objekten angestellt werden, die reich sind an thermisch passiven Elementen. Ein solches Objekt ist die stärkeerfüllte Kartoffel.

Wird eine Kartoffel in verschiedene gleichgrofse Stücke geschnitten und jedes Stück für sich unterkühlt, so erhält man beinahe stets unter sich verschiedene Paare von Unterkältungs- und Anstiegpunkten, welche die Regel beweisen, dafs tiefe Unterkältungs- und tiefe Anstiegpunkte sowie hohe Lage beider vergesellschaftet sind.

Vier Kurven[1]) dieses Objekts sind nebenstehend (pag. 119) eingeschaltet.

Gelegentlich dieser Kurven sei eingefügt, dafs sowohl die hier in ihrem Temperaturgang dargestellten vier Stücke, an deren Gefrieren nicht gezweifelt werden kann, wie die Gesamtheit der vom Verf. mit Kartoffeln angestellten Versuche zeigte, dafs wenigstens die von ihm benützte Kartoffelsorte Eisbildung in ihren Zellen wohl vertragen kann.

Die Kartoffel ist ein Objekt, welches für die Lehre vom Erfrieren der Pflanzen eine erhebliche Wichtigkeit dadurch gewonnen hat, dafs H. Müller-Thurgau[2]) zum Ergebnis gekommen ist, dafs

1) Auch die pag. 106/107 gegebenen Kurven von *Impatiens parviflora* stellen die gleiche Erscheinung dar.

2) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 168 ff. und l. c. XV (1886) pag. 505.

dies Objekt auch nicht die geringste Eisbildung ertrage[1]). Nach Müllers Darstellung soll die Kartoffel ohne Nachteil die Abkühlung auf eine Temperatur ertragen, bei welcher sie zugrunde gehe, sobald Eisbildung eintrete. So wäre die Kartoffel ein Typobjekt für die Theorie, dafs der Erfrierungstod wesentlich ein Austrocknungstod sei.

Kartoffel, gleiche Teilstücke, in Luft.
Aufsentemperatur = —14,5°.

Galvanometerteilstriche	Temperatur in Centigraden	Zeit in Minuten und Sekunden			
		a	b	c	d
50	3,98	0,0	0,0	0,0	
40	3,18	0,36	0,38	0,27	
35	2,78				0,0
30	2,39	1,11	1,15	0,55	0,21
20	1,59	1,47	1,54	1,21	1,2
15	1,19	2,6	2,15	1,36	1,21
10	0,80	2,25	2,36	1,52	1,40
5	0,40	2,46	2,58	2,6	1,58
0	0	3,6	3,18	2,21	2,19
5	0,40	3,28	3,41	2,37	2,39
10	0,80	3,50	4,4	2,54	2,58
12	0,95				**4,15**
15	1,19	4,11	4,27	3,9	3,20
20	1,59	4,35	4,51	3,26	3,44
22	1,75				**4,10**
25	1,99	5,0	5,16	3,48	
30	2,39	5,24	5,45	4,0	
35	2,78	5,50	6,11	4,21	
36	2,86			**5,15**	
40	3,18	6,16	6,40	4,40	
45	3,58	6,44	7,9	**5,1**	
48	3,82		**9,45**		
50	3,98	7,10	7,41		
55	4,37	7,40	8,11		
60	4,77	8,7	8,45		
63	5,01	**11,0**			
65	5,17	8,37	9,20		
66	5,25		**9,30**		
70	5,57	9,8			
75	5,97	9,40			
80	6,36	10,18			
84	6,68	**10,50**			

An sich würde dies Verhalten der Kartoffel, selbst wenn es sich bestätigt hätte, kein Argument gegen die hier dargestellte Erfrierungstheorie sein, denn diese bezieht sich allein auf eisbeständige Pflanzen, d. h. auf solche, welche die Eisbildung in ihren Geweben ertragen, ohne abzusterben. In Wirklichkeit aber verhält sich die Kartoffel

1) Vergl. auch Pfeffer l. c. pag. 316.

(wenigstens die von mir benützte Sorte) anders als angegeben ist: wurde ein Stück unterkühlt, bis der Temperatursprung erfolgt war (wodurch Eisbildung bewiesen ist) und dann sofort ins Warme gebracht, so lebte dies Stück stets[1]). — Zweifel über stattgehabten Tod von zu Erfrierungsversuchen benützten gröfseren Objekten können überhaupt niemals obwalten, wenn man die Konstatierung des Lebenszustandes aufschiebt und die Stücke 24 Stunden im Warmen aufbewahrt. Das Verfallen und die Verfärbung[2]) toter Objekte, welches nach dieser Zeit stets unverkennbar eingetreten ist, zeigen mit Sicherheit an, ob der Tod eingetreten ist oder nicht. — Alle meine sofort nach stattgefundenem Temperatursprung in die Wärme gebrachten Kartoffelstücke waren nach 24 Stunden nur äufserlich (an den Schnittflächen) gebräunt, im Innern, speziell auch in der Umgebung der Thermonadel, dagegen noch ebenso weifs und vollsaftig wie Kontrollstücke, die nicht der Kälte ausgesetzt gewesen waren. Daraus geht hervor, dafs die Stücke lebten[3]).

Auch bei unbefangener Würdigung der Versuche von Müller-Thurgau gelangt man zum gleichen Ergebnis. Wird von seinen Abbildungen[4]) insbesondere Fig. 1 mit den dort gezeichneten sehr spärlichen Erfrierungsstellen ins Auge gefafst und berücksichtigt, dafs die abgebildete Kartoffel den Temperatursprung von —3° auf —1° schon gemacht hatte[4]), so mufs [besonders in Anbetracht der Versuchsanordnung, dafs das Quecksilbergefäfs die Gewebe des Objekts nicht berührte, sondern noch durch eine Luftschicht isoliert war[5])] gefolgert werden, dafs die Gewebe in der Umgebung des Thermometers erst mindestens —3° und dann mindestens —1° kalt waren, also erst unterkältet waren und dann gefroren sind, ohne abzusterben. Auf der angegebenen Figur ist die nächste Erfrierungsstelle von dem für das Thermometer bestimmten Bohrloch 1 cm entfernt. Diese und ähnlich weit gelegenen Eisbildungsstellen können den beobachteten Temperatursprung nicht herbeigeführt haben. Letzterer mufs zurückgeführt werden auf das Gefrieren der dem Thermometer nächst belegenen, gesund gezeichneten Gewebe.

1) Ob diese Stücke durch das Gefrieren geschwächt waren und vielleicht nach kürzerer oder längerer Zeit eingegangen wären, wurde als hier nicht in Betracht kommende Frage nicht untersucht.

2) Vergl. Sachs l. c. pag. 189, 190.

3) Auch Sachs (l. c. pag. 172) beobachtete Gefrieren und folgendes Weiterleben der Kartoffel.

4) H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 457 und tab. VII.

5) H. Müller-Thurgau l. c. IX (1880) pag. 168.

Nach dieser Feststellung wäre es nicht ohne Interesse, die Frage nochmals zu prüfen, ob die Anreicherung kalt gelegter Kartoffeln mit Zucker[1]) wirklich nur auf die geminderte Atmung zurückzuführen ist oder ob es sich bei dieser Zuckeranhäufung um die gleiche Erscheinung handelt, wie sie uns bei der winterlichen Stärkeumwandlung in Bäumen und grünen winterharten Gewächsen entgegentritt.

Die hier vorgetragene Theorie macht das letztere wahrscheinlicher[2]), denn die Auflösung der Stärke (resp. die Auflösung des aus der Stärke entstandenen Zuckers) bindet Wärme, welche bei der Kristallisation als Vorrat wieder frei wird[3]). Die Anhäufung thermisch aktiver Substanzen vor Beginn des Winters stellt eine Wärmespeicherung dar. Erst wenn von aufsen wieder Wärme zufliefst, findet die Rückverwandlung des termisch aktiven Zuckers in die thermisch passive Stärke statt.

Im Anschlufs an diese Ausführungen sei angeregt, die Unterscheidung unserer Bäume in „Fettbäume“ und „Stärkebäume“, wie sie A. Fischer[4]) je nach der winterlichen Umwandlung aller Stärke in Fett oder ihrer Lagerung in Holz und Mark (während sie in der Rinde in Zucker verwandelt wird) vornimmt, in der Weise zu ändern, dafs „Fettbäume“ und „Zuckerbäume“ nach den thermisch aktiven Substanzen, welche zu Beginn des Winters aus der Stärke (bei Zuckerbäumen wenigstens in der Rinde) gebildet werden, unterschieden seien.

Das fette Öl der Fettbäume wirkt selbstverständlich neben seiner Eigenschaft die Unterkühlung zu vermindern ebenso wie der Zucker thermisch aktiv, d. h. als Wärmespeicher für den Fall der Kristallisation.

Die Verbindung beider Eigenschaften dürfte insbesondere deswegen, weil hier alle (auch die im Holz befindliche) Stärke in fettes Öl verwandelt wird und dadurch die Menge der thermisch aktiven Bestandteile eine gewaltige Gröfse erreicht, der Grund sein, weswegen die Fettbäume in ganz besonderem Grade gegen Kälte resistent sind und deshalb pflanzengeographisch die Baumgrenzen bilden (vgl. oben pag. 115).

Die Zuckerbäume dagegen sind, trotz der Speicherung thermisch aktiver Substanz in der Rinde, den Fettbäumen gegenüber deswegen im Nachteil, weil bei ihnen die Stärke in Holz und Mark keine Um-

1) H. Müller-Turgau l. c. XI (1882) pag. 751—828.

2) Auch A. Fischer (l. c. pag. 133 ff.) ist derselben Ansicht.

3) Die gleiche Theorie bezüglich der Kristallisation des Insektensaftes ist angedeutet bei Bachmetjew l. c. pag. 131.

4) A. Fischer l. c. pag. 111, 159.

wandlung erfährt (Wärme-zehrend bleibt) und zugleich die Minderung der Unterkühlung nicht in allen Organen sicher erreicht wird.

In der Anhäufung gröfserer Mengen thermisch aktiver Reservestoffe kann der Grund gesehen werden, weshalb gut genährte Bäume widerstandsfähiger sind gegen Frost als schlecht genährte[1]).

Besonders betont sei hier, dafs in anderer Beziehung, nämlich im Hinblick auf Schnee- und Rauhreifdruck, welcher gefrorene Äste wie Glas splittern läfst, die Zuckerbäume den Fettbäumen gegenüber im Vorteil sind. Zuckergehalt erhöht den Turgordruck, setzt also Gefrier- und Unterkühlungspunkte herab[2]). Es scheint, dafs Schutz der Innenwärme durch baldige Eisbildung und Schutz des Aufbausystems durch hinausgeschobene Eisbildung antagonistische Tendenzen sind.

Man könnte gegen die hier vorgetragene Theorie des Erfrierens eisbeständiger Pflanzen einwenden[3]), dafs die Menge der durch die Kristallisation erzeugten Wärme nicht grofs genug sei, um so bedeutende Wirkung auszuüben, wie sie hier vorausgesetzt wird. Allein es ist nur die Frage nach der Isolation gegen die Aufsenwelt, welche hier angeregt wird. Bezüglich der Wärmeisolation z. B. eines Baumstammes durch das trockene Peridem[4]), sowie durch bereits in der Rinde gebildetes Eis dürfen keine zu geringen Werte eingesetzt werden. Hier sei an die Versuche Hartigs[5]) erinnert, welcher fand, dafs in einem Winter, in dem die Lufttemperatur häufig auf —15° bis —22° sank, im Innern eines Stammes als Minimum —13° erreicht wurde. Ob die (durch die longitudinale Richtung der Holzfasern begünstigte) Leitung von Wärme aus den im Boden befindlichen Wurzeln in den abgekühlten Stamm[6]) diese Wärmedifferenz zu erklären imstande ist, erscheint zweifelhaft. Näher liegend ist jedenfalls die Erklärung der relativ hohen Innentemperatur durch Freiwerden der Kristallisationswärme der thermisch aktiven Substanzen und genügende Isolation derselben gegen die Aufsenwelt.

1) Vgl. H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 545, 546.

2) Pfeffer l. c. pag. 317.

3) Sachs (l. c. pag. 170) hat, wie seine Beispiele zeigen, nur die Atmungs- und nicht die Kristallwärme im Auge, wenn er verneint, dafs Eigenwärme der Pflanze unter Umständen eine von der Umgebung unabhängige Temperatur geben könne.

4) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 848.

5) Zitiert nach Pfeffer l. c. pag. 851.

6) Vgl. Pfeffer l. c. pag. 850.

Keinerlei Bedenken erregt es, die Ergebnisse der Untersuchungen Seignettes[1]), wonach bei Knollen und Zwiebeln bei einer Bodentemperatur von —6° ein höherer Temperaturüberschufs gegenüber dem Boden beobachtet wurde, als bei +3 und +11°, als richtig anzusehen und als Beweis der hier entwickelten Theorie einzusetzen. Denn die isolierende Wirkung des Bodens[2]) ist noch bedeutender als die des Periderms und durchaus geeignet, lange Zeit die Kristallisationswärme der thermisch aktiven Substanzen der Pflanze zu erhalten.

Für die wintergrünen Blätter dürfte hauptsächlich die sehr wirksame Schneebedeckung als Isolation in Frage kommen[3]).

Die Ergebnisse der vorstehenden Ausführungen über das Erfrieren eisbeständiger (d. h. die Eisbildung in den Geweben aushaltender) Pflanzen seien nochmals zusammengefafst:

1. Es ist für die eisbeständigen Pflanzen von Vorteil und schiebt das Erfrieren (d. h. die Abkühlung unter das spezifische Minimum) hinaus, wenn die Eisbildung in den Geweben so bald wie möglich eintritt.

2. Der Grund dafür ist darin zu sehen, dafs das Eis die frei vorhandene Innenwärme langsamer ableitet, als dies der flüssige Zellsaft tut.

3. Aus Satz 1 folgt, dafs Unterkühlung des Zellsafts, d. h. Abkühlung desselben unter seinen Schmelz-(Gefrier-)punkt das Erfrieren rascher drohen läfst, als verhinderte Unterkühlung (Gefrieren bei Schmelzpunktstemperatur).

4. Manche Pflanzen besitzen Einrichtungen, welche die Unterkühlung des Zellsafts mindern oder verhindern. Insbesondere gehört das fette Öl, welches in den „Fettbäumen" während des Winters aus der sommerlichen Stärke gebildet wird, zu den die Unterkühlung hemmenden Körpern.

5. Bei der Kristallisation des Zellsafts und der darin gelösten Verbindungen oder der in den Zellen suspendiert vorhandenen Öle etc. (Flüssigkeiten, thermisch aktive Substanzen) wird Kristallwärme erzeugt; die winterliche Umwandlung festen Reservematerials (Stärke) in gelöstes (Zucker, fettes Öl etc.) stellt eine Speicherung potentieller Energie dar.

6. Von: Zeitpunkt der Eisbildung, Menge der entstehenden Kristallisationswärme, genügender Isolation derselben, Aufsentemperatur und spezifischem Minimum einer eisbeständigen Pflanze hängt es ab, ob und wann dieselbe erfriert.

1) Zitiert nach Pfeffer l. c. pag. 832 Anm.

2) Vgl. H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 550; Pfeffer l. c. pag. 302, 304.

3) Vgl. Sachs in Flora XLV (1862) pag. 22; H. Müller-Thurgau l. c. XV (1886) pag. 551.

Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe.

Von **Oskar Loew.**

Bekanntlich nahm Sachs[1]) an, dafs die Blütenbildung von der Gegenwart gewisser Stoffe abhänge, welche die Pflanze in einer bestimmten Entwicklungsphase produziere und die durch eine Art von Reizwirkung die Anlage von Blütenknospen herbeiführen. Diese Stoffe, noch unbekannter Natur, würden auch öfters in Reservestoffbehältern abgelagert, was daraus hervorgehe, dafs Zwiebel und Knollenpflanzen auch im Finstern Blüten entwickeln können, während die nicht mit besonderen Reservestoffbehältern versehenen Pflanzen nicht imstande sind, bereits angelegte Blütenknospen zur Entfaltung zu bringen, wenn man die belaubte Pflanze ins Dunkle stellt, die Assimilation des Kohlenstoffs also verhindert. Sachs schliefst, dafs die „blütenbildenden Stoffe" in den Blättern unter Lichteinflufs gebildet würden.[2]) Auch Kerner (II pag. 478) betont den günstigen Einflufs des Lichtes: „Einzelne umfangreiche Pflanzenstöcke, welche im Sommer an der einen Seite beschattet, an der anderen besonnt sind, legen im Bereiche des beschatteten Teiles ausschliefslich oder vorwiegend Laubknospen, im Bereiche des besonnten Teiles dagegen zahlreiche Blütenknospen an."

Der wichtige Einflufs des Lichtes wird auch von Möbius[3]) eingehend gewürdigt in einer verdienstvollen Abhandlung, welche eine kritische Übersicht gibt über die bis jetzt auf die Beeinflussung der Blütenbildung bezüglichen Beobachtungen. Dieser Autor schliefst: „Mag man diese Anschauung (Sachs' Hypothese), die nach meiner Meinung viel für sich hat, zugeben oder nicht, so wird man doch den Erfahrungssatz nicht angreifen können, dafs das Licht zur Blütenbildung nötig ist." Möbius zeigt, dafs auch Steigerung der Wärme — allerdings nur bis zu einem gewissen Grade — günstig wirkt; in den Tropen wird diese Wirkung oft durch übermäfsige Feuchtigkeit wieder aufgehoben. Viele Bäume aus der gemäfsigten Zone kommen in den zu feuchten tropischen Ländern nicht zur Blüte.[4])

1) Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten aus dem botanischen Institut zu Würzburg, II, pag. 1167.

2) Das ultraviolette Licht soll hier das mafsgebende sein. Ob aber dieses einen direkten oder indirekten Einflufs äufsert, scheint nicht entschieden zu sein.

3) Welche Umstände befördern und welche hemmen das Blühen der Pflanzen? Biol. Centralbl. XII 609—687 (1892).

4) Die auf dem Hochlande von Peru kultivierten Ölbäume entwickeln, wie Möbius erwähnt, auch dort keine Blüten, aus noch unbekannten Gründen.

Verminderte Zufuhr von Feuchtigkeit befördert das Blühen, was Sorauer einer Zunahme der Konzentration der Nährstoffe zuschreibt, womit jedoch Möbius nicht einverstanden ist, indem er darauf hinweist, dafs Laubknospen meist noch mehr Nährstoffe bedürfen als Blütenknospen. Ferner hebt dieser Autor hervor, dafs „in manchen Ländern, wo der Wechsel der Jahreszeiten wesentlich durch den Wechsel von Regen- und Trockenperioden bedingt ist, die Gewächse ihr Laub in der nassen, ihre Blüten in der trockenen Periode entwickeln."

Da mit der Wasserverminderung im Boden auch eine Abnahme der Nährstoffzufuhr verbunden ist, so schreibt Möbius den Einflufs der Trockenheit auf das Blühen auch teilweise dieser Verminderung mineralischer Nährstoffe zu.[1])

Die bekannte Tatsache, dafs der Wurzelschnitt[2]) das Blühen befördert, beruht nach Möbius auf der Verminderung der aufgenommenen Wassermenge; dafs ferner das Zurückschneiden von Laubtrieben das Blühen vermindert oder verhindert, beruht auf der nun gröfseren Wassermenge im Baume, dessen Verdunstungsgröfse nun plötzlich geringer geworden ist. In kleinen Töpfen gezogene Pflanzen, sowie Pflanzen mit erkrankten Wurzeln kommen, wie bekannt, eher zum Blühen als normale Pflanzen. Ich habe in dieser Hinsicht beobachtet, dafs Buchweizenpflänzchen schon bei 12 cm Höhe und Tabakpflanzen bei 32 cm Höhe Blüten entwickelten. Die Untersuchung der Wurzeln ergab in beiden Fällen sehr starke Beschädigung durch Nematoden. In steifem Tonboden, in welchem die Pflanzen ihre Wurzeln nur schwierig ausbreiten können, bleiben die Pflanzen kleiner als im lockeren Sandboden und entwickeln die Blüten bei weit geringerer Höhe (wenn auch nicht immer früher) als in letzterem Falle.

Wenn man nun alle diese Tatsachen näher betrachtet, so wird man zugeben müssen, dafs dieselben sich auch erklären lassen, wenn man annimmt, dafs es eine gewisse Konzentration von Zucker in den Pflanzen ist, welche durch eine Art von Reizwirkung auf die embryonale Substanz die Differenzierung in männliche und weibliche Zellkerne, d. h. die Blütenbildung, bewirkt.

Zunächst würde der günstige Einflufs von Licht und Wärme auf die Blütenbildung durch den begünstigenden Einflufs dieser Faktoren auf die Assimilationstätigkeit wohl erklärlich werden. Wenn

1) Was den Körnerertrag betrifft, so nimmt auch dieser zu, wenn die Feuchtigkeit bis zu einem gewissen Grade abnimmt [A. Mayer, Journ. Landw. 46, 167 (1898)].

2) Der in neuerer Zeit eingeführte kurze Wurzelschnitt beim Versetzen von Obstbäumen beruht wahrscheinlich ebenfalls auf der Beobachtung reichlicheren Blühens unter diesen Umständen.

eine Pflanze kurz vor der Entwicklung der Blütenknospen ins Dunkle gestellt wird, wird die Zuckerkonzentration in der Pflanze infolge der Atmungstätigkeit und aufhörenden Assimilation sofort verringert, es entsteht keine Blütenknospe.[1]) Ferner könnte der günstige Einfluſs des Wurzelschnitts auf die Blütenbildung darin seine Begründung finden, daſs die Wurzel nach dieser Operation plötzlich weit weniger Kohlehydrat zur Atmung benötigt; die Zuckerlösung muſs nun in Stamm und Zweigen plötzlich an Konzentration gewinnen. Je weniger Zucker die Wurzel beansprucht unter gleichen Verhältnissen des oberirdischen Pflanzenteils, desto eher muſs das Blühen erfolgen. So lange die Wurzel in lebhaftem Wachstum begriffen ist, findet eine ausgiebige Wanderung des Zuckers von den Blättern zur Wurzel statt, und jene Konzentration, welche die Anregung der Blütenbildung gibt, kann im Stamme erst erreicht werden, wenn das Wurzelwachstum sich verlangsamt oder die Blattmenge so zugenommen hat, daſs eine höhere Zuckerkonzentration erreicht wird, Punkte, welche bei verschiedenen Gewächsen eine sehr verschiedene Zeitdauer erfordern. Erst wenn ein gewisses Verhältnis zwischen oberirdischem und unterirdischem Teil der Pflanze unter den gegebenen Bedingungen erreicht ist, wird jene für Blütenbildung günstige Zuckerkonzentration erreicht werden.

Bei Cerealien hat man gefunden, daſs der Gehalt der Halme an Rohrzucker vor und zur Blütezeit am gröſsten ist.[2])

Die Blütenbildung bei Bäumen wird ferner auſserordentlich begünstigt, wenn man das Jahr vorher die Früchte im unreifen Zustande entfernt. Es wird dann der produzierte Zucker als Stärkemehl (und Fett) in der Rinde abgelagert und im Frühjahr eine höhere Zuckerkonzentration wie sonst erreicht, was zu einer sehr bedeutenden Blütenentwicklung führt. Am groſsartigsten ist diese Erscheinung am Kirschen- und Pflaumenbaum im mittleren Japan zu beobachten, wo das Klima zum Abfallen der Früchte im unreifen Zustande führt. Infolgedessen entwickelt sich eine staunenswerte Blütenpracht im Frühjahr, die zu einer Massenwanderung des Volkes in die Parkanlagen und Kirschenbaumalleen Veranlassung gibt und das Staunen und die Freude beim Volke jedes Frühjahr von neuem erregt. Ich zählte an einem 28 cm langen Zweige 152 Blüten. Diese Blütenmassen machen um so mehr Eindruck, als die Blattknospen entweder noch gar nicht entwickelt sind oder zu wenig um die Blüten zu verdecken.

---

1) Andrerseits bedingt auch das Ansteigen der Wassermenge nach Abschneiden der Laubtriebe eine Verdünnung des Zuckers.

2) Ebermayer, Physiologische Chemie der Pflanzen pag. 257.

Ich liefs in meinem Laboratorium vor sieben Jahren eine Analyse der Kirschenbaumrinde vor und nach der Blütezeit ausführen; aus dieser ergab sich — den Betrag der Faser als konstante Gröfse angenommen — folgendes:

	Vor dem Blühen	Nach dem Blühen
Faser	100	100
Rohprotein	27,31	17,16
Fett	19,67	13,70
Kohlehydrat (Stärke) .	77,98	46,33

Es hatte somit abgenommen:

Protein um 37,16 %
Fett „ 30,35 %
Stärke „ 40,59 %

Auch bei niederen Pflanzen übt Zucker häufig eine anregende Wirkung auf sexuelle Vorgänge aus. Klebs[1]) hat beobachtet, dafs Glykose, Fruktose, Mannit, Glyzerin, sowie die sauren Salze der Äpfel- und Weinsäure die Zygotenbildung bei Pilzen herbeiführen können. Pfeffer[2]) hat den Rohrzucker als Reizmittel der Geschlechtstätigkeit bei Laubmoosen erkannt.

Eine Verzögerung der Blütenbildung wurde bei zu reichlicher Stickstoffdüngung von Müller beobachtet; auch andere fanden, dafs die Blattbildung dann mehr gefördert wird als die Blütenbildung. Auch dieser Einflufs auf die Blütenbildung liefse sich in unserem Sinne erklären; denn wenn zu reichlich Ammoniak dargeboten wird, wird ein gröfserer Teil des gelösten Zuckers zur Bildung von Protein und Asparagin verwendet als sonst, der Zuckergehalt des Saftes wird also etwas abnehmen.[3]) Daraus würde weiter folgen, dafs bei Asparaginzufuhr die Blütenbildung weniger verzögert wird als bei Ammoniakzufuhr. Hiemit stimmt in der Tat ein in unserem Laboratorium mit Zwiebelpflanzen ausgeführter Versuch überein. Junge gleichgrofse, 21 cm hohe, aus Samen gezogene Zwiebelpflanzen wurden in eine 1proz. Lösung von Asparagin, welche Gips (halbe Sättigung) enthielt, gesetzt. Jeden fünften Tag wurden die Pflanzen nach dem Abspülen der Wurzeln in eine Lösung von je 0,1 % Magnesiumsulfat und Monokaliumphosphat gebracht, um durch Trennung der Nähr-

1) Jahrb. wiss. Bot. (1898) Bd. 32.

2) Ber. D. bot. Ges. 1888.

3) Da Nitrate von Kalium und Natrium im Gegensatz zu Ammoniaksalzen gespeichert werden können, wird hier jener Einflufs zu reichlicher Stickstoffdüngung nicht so scharf hervortreten.

stoffe auf diese Weise die Bakterienentwicklung in der Asparaginlösung zu verhindern. Die Kontrollpflanzen erhielten die äquivalente Menge bernsteinsaures Ammoniak, welches im Molekül ebensoviele Atome C und N enthält als das Asparagin. Nach 18 Tagen hatten von fünf Asparaginpflanzen vier je eine Blüte entwickelt, von den fünf Kontrollpflanzen aber nur eine. Ferner übertraf der Zuwachs jener Pflanzen in Form neuer Zweige um 50 % den der Kontrollpflanzen. Letztere nahmen allmählich eine gelbliche Färbung an,[1]) wodurch die Assimilation resp. Zuckerproduktion vermindert, der Ernährungszustand also noch ungünstiger für die Blütenbildung werden mufste.

Bei einem andern mit Gerstenpflanzen ausgeführten Versuch,[2]) bei welchem steigende Mengen Stickstoff in Form von Ammoniumnitrat gegeben werden, ergab sich beim Verhältnis im Boden von

$$P_2O_5 : N = 1:3$$

eine um 16 Tage verzögerte Blütenbildung gegenüber den Pflanzen, denen bei gleicher absoluter Phosphorsäuremenge das Verhältnis

$$P_2O_5 : N = 1:1$$

dargeboten war.

Aus diesem Einflufs reichlicher Stickstoffzufuhr könnte andererseits gefolgert werden, dafs plötzliche Entziehung der Stickstoffnahrung die Blütenbildung anregt. Vielleicht könnte hiemit die obenerwähnte Beobachtung Sorauers in Beziehung gebracht werden. Bei Algen hat W. Benecke[3]) beobachtet, dafs die Geschlechtstätigkeit durch Stickstoffentziehung angeregt wird, Vaucheriakeimlinge bedecken sich dann mit Geschlechtsorganen und Mongeotia und Staurospermum konnten zur Kopulation gebracht werden.

Überblicken wir nun sämtliche Erscheinungen, welche die Blütenbildung befördern oder verzögern, so können sie in Einklang mit der Anschauung gebracht werden, dafs eine gewisse Konzentration des Zuckers in der Pflanze[4]) die Anregung zur Blütenbildung gibt. Zur Annahme spezieller blütenbildender Stoffe liegt wenigstens noch kein zwingender Grund vor.

---

1) Wohl infolge des etwas hohen (0,22 %) Ammoniakgehaltes der Lösung.

2) Derselbe wird in unserem nächsten Bulletin ausführlicher beschrieben werden von R. Bahadur.

3) Botan. Ztg. 1898.

4) Nach Pfeffer bestehen in den Pflanzen regulatorische Beziehungen zwischen Zuckerkonzentration und Diastasebildung. Indessen bezieht sich diese Konzentration wohl auf weit höhere Grade als die, um die es sich bei Anregung der Blütenbildung handeln kann.

Über die Bedeutung des Milchsafts der Pflanzen.

Von **Hans Kniep.**

Mit 2 Abbildungen.

I. Einleitung. Allgemeines.

Die Frage nach der Bedeutung des für viele Pflanzen so charakteristischen Milchsafts ist trotz der sehr zahlreichen darüber angestellten Untersuchungen eine zurzeit noch so gut wie offene. Abgesehen von den älteren Arbeiten von Schultz-Schultzensten, Unger, Moldenhauer, Trécul u. a., welche sich namentlich auf den anatomischen Bau und die Entwicklungsgeschichte der Milchröhren beziehen und dem Stande der damaligen Kenntnis gemäfs über deren Funktion im allgemeinen nur wenige, zum Teil heute nicht mehr diskutable Hypothesen enthalten, hat man in neuerer Zeit vielfach versucht, der Lösung dieser Frage näher zu kommen.[1]) Die Untersuchungen zeigen jedoch so wenig Übereinstimmendes, selbst in den wichtigsten Punkten, dafs es schwer ist, den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse in wenig Worten zusammenzufassen.

A priori sind für die Bedeutung des Milchsafts im Leben der Pflanze verschiedene Möglichkeiten gegeben. So liegt es nahe, daran zu denken, dafs er bei der Ernährung des gesamten Organismus eine wesentliche Rolle spielt. Man hat, um diese Ansicht zu begründen, zunächst auf die chemische Zusammensetzung des Milchsafts hingewiesen. So mannigfach diese bei den verschiedenen milchsaftführenden Pflanzen ist, so läfst sich doch so viel sagen, dafs organische Substanzen, welche der Pflanze als Nahrung dienen können, stets darin enthalten sind. Leider sind unsere Kenntnisse von der quantitativen Beschaffenheit der Milchsäfte noch recht dürftige, die relativ wenigen Analysen, die bekannt sind, reichen aber aus, um von ihrer allgemeinen chemischen Beschaffenheit wenigstens ein ungefähres Bild

1) Von einer ausführlichen, historisch-kritischen Behandlung der sehr umfangreichen Literatur kann hier umsomehr abgesehen werden, als diese sich in zahlreichen Abhandlungen zusammengestellt findet. Über die ältere Literatur vergleiche man Hanstein, Die Milchsaftgefäfse, Berlin 1864, ferner David, Über die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocynaceen und Asclepiadaceen. Diss. Breslau 1872. Die neuere Literatur findet sich angegeben in Haberlandt, Physiol. Anatomie 2. Aufl. 1896 pag. 342, Anm. 13, ferner in Pfeffer, Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Bd. I, pag. 593/4, am vollständigsten bei Chimani, Untersuchungen über Bau und Anordnung der Milchröhren etc. Bot. Centralbl. 1895 Bd. 61.

zu geben. Es sei hier nur folgendes angeführt: Nach Wiesner setzt sich der Milchsaft von Euphorbia cyparissias aus folgenden Bestandteilen zusammen:

Wasser . . .	72,3 %	mehl, Weinsäure, Apfelsäure, Farbstoffe) .	4,13 %
Harz	15,72	Eiweifs . . .	0,14
Gummi . . .	3,64	Asche	0,98
Kautschuk . . .	2,73		
Zucker und Extraktivstoffe (d. h. äther. Öle, Stärke-			

Berechnet man dies in Prozenten der Trockensubstanz, so ergibt sich:

Harz	57,50 %	Extraktivstoffe + Zucker	15,20 %
Gummi . . .	13,14	Eiweifs . . .	0,51
Kautschuk . . .	10,00	Asche	3,59

Der Milchsaft von Ficus elastica enthält nach Adrianis[1]) Analyse folgende Bestandteile:

		i. d. Trockensubstanz
Wasser	82,30 %	
Kautschuk	9,57	69,90 %
In Alkohol, nicht aber in Äther lösliche Harze .	1,58	11,54
Magnesiasalz einer organischen Säure . . .	0,36	2,63
In Wasser lösliche, nicht näher bestimmte Substanz	2,18	15,93
Dextrin, Kalk, Natronsalze	Spuren.	

Im konservierten Milchsaft von Galactodendron utile treten nach Boussingault[2]) folgende Substanzen auf:

Wasser	58 %	—
Wachs[3]) und verseifbare Substanzen	35,2	83,81 %
Casein, Albumin	1,7	4,05
Erden, Alkalien, Phosphate	0,5	1,19
Unbestimmtes	1,8	4,29

Erinnert sei hier ferner an die Zusammensetzung des getrockneten Milchsaftes von Papaver somniferum (Opium). Er enthält nicht weniger als durchschnittlich 20 % Alkaloide, von denen bisher 18 verschiedene bekannt geworden sind (die wichtigsten sind Morphin, Narcotin, Codein, Narcein, Papaverin); die übrigen ca. 80 % bestehen aus Wasser (9—14 %), Schleimen, Pektinstoffen, Eiweifs, Wachs,

1) In Verh. over de Guttapercha en Caoutschouc. Utrecht 1850.

2) In Comptes rendus T. 87.

3) Nach Molisch (Studien über den Milch- und Schleimsaft, Jena 1901) handelt es sich hier um einen kautschukähnlichen Stoff.

Kautschuk, Farb- und Riechstoffen, Salzen.[1]) Stärke und Gerbsäuren sind nicht darin enthalten (vgl. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 2. Aufl. 1903 Bd. I).

Aus den genannten Analysen verschiedener Milchsäfte geht schon bei oberflächlicher Betrachtung so viel hervor, dafs Stoffe wie Kautschuk, Guttapercha, Harze etc., welche, soweit wir nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse mit ziemlicher Sicherheit sagen können, für den Stoffwechsel der Pflanzen bedeutungslos sind,[2]) in den Milchsäften in weitaus gröfserer Menge enthalten sind als diejenigen, welche im allgemeinen als Nährstoffe fungieren (Eiweifs, Stärke, Zucker, Fette). Spricht dieser Umstand schon gegen die hohe Bedeutung der Milchröhren als Behälter von Bildungsstoffen, so ist doch zu bedenken, dafs ein Rückschlufs von der quantitativen Zusammensetzung des Milchsafts auf die Funktion, die er verrichtet, nur dann statthaft ist, wenn das physiologische Experiment darüber keinen Zweifel läfst. Die im Milchsaft vorkommende Stärke, der Zucker, die Eiweifssubstanzen etc. könnten, auch wenn sie sich nur in geringer Menge finden, sehr wohl der Ernährung der übrigen Gewebe dienen und die Milchröhren zu Leitungsorganen plastischer Substanzen stempeln, welche nebenbei die Aufbewahrung unnützer Stoffwechselprodukte übernehmen; doch würde selbst in dem Falle, dafs der Gehalt an diesen Substanzen ein noch weit gröfserer wäre, der direkte Beweis hierfür um so nötiger erscheinen, als Zucker und andere sog. Nährstoffe sehr häufig als Endprodukte des Stoffwechsels auftreten, um biologischen Zwecken zu dienen.[3])

Man hat die Richtigkeit der Annahme von der physiologischen Bedeutung des Milchsaftes auf verschiedenem Wege wahrscheinlich zu machen gesucht. Einmal bot sich nach Begründung der physiologischen Anatomie durch Schwendener und Haberlandt die Methode der anatomischen Untersuchung, welche innerhalb gewisser Grenzen Rückschlüsse auf physiologische Funktionen gestattet. Gestützt auf Angaben von de Bary, nach welchen bei einigen Pflanzen (Cichoriaceen, Papaveraceen, Campanulaceen) eine ausgesprochene

1) Es war mir leider nicht möglich, in der Literatur Angaben über den Prozentgehalt an den letztgenannten Stoffen zu finden. Organische Nährstoffe scheinen jedoch nur in geringer Menge aufzutreten.

2) Siehe Pfeffer, Handbuch I 2. Aufl. pag. 501. Die auf keine Experimente gestützten, wenig begründeten Vermutungen Gauchers (Ann. sc. nat. 8e sér. bot. Tom. 12, 1900, pag. 246 ff.) erscheinen nicht geeignet, diese Annahme zu widerlegen.

3) Vgl. hiezu auch A. Leblois, Canaux sécréteurs et poches sécrétrices. Ann. sc. nat. 7e sér. Tom. VII, 1887, pag. 314.

Korrelation zwischen dem Milchröhrensystem und dem der Siebröhren besteht, derart, dafs bei reichlicher Ausbildung der Milchröhren die Siebröhren zurücktreten und umgekehrt, hat man sich zu der Annahme berechtigt geglaubt, dafs beide Systeme sich in ihrer Funktion gegenseitig vertreten, dafs also die Milchröhren in den Fällen, in denen sie in ihrer Ausbildung die Siebröhren überwiegen oder letztere sogar fehlen, die Leitung der plastischen Stoffe übernehmen. Eine weitere Korrelation haben Haberlandt,[1]) nach ihm Pirotta und Marcatili,[2]) neuerdings auch Gaucher[3]) zwischen Milchröhren und Leitparenchym gefunden (Euphorbien, Hypochaeris etc.). Da nach den Angaben der genannten Forscher das Leitparenchym bei den Pflanzen, die im Bastteil sehr viele Milchröhren enthalten, häufig bedeutend reduziert erscheint, da ferner die Milchröhren zu dem Assimilationsgewebe der Blätter oft in sehr enger Beziehung stehen, so schliefsen sie, dafs die Milchröhren in hervorragendem Mafse bei der Ableitung der Assimilate tätig sind. Ich werde im Verlaufe dieser Arbeit Gelegenheit haben, auf diese Untersuchungen und ihre Deutung zurückzukommen.

Weit erfolgreicher, weil sicherere Ergebnisse versprechend, mufs von vornherein die zweite Methode, die des physiologischen Experiments, erscheinen. Sie ist namentlich von Hanstein,[4]) Faivre[5]) und Schullerus[6]) angewandt worden und hat zu verschiedenen Resultaten geführt. Hanstein kommt auf Grund einiger Ringelungsversuche zu dem Ergebnis, dafs die Milchröhren die Funktion der Siebröhren nicht ersetzen können. Hiermit in Widerspruch stehen die Befunde Faivres, der ähnliche Experimente anstellte, aber auch auf anderem Wege bewiesen zu haben glaubt, dafs die Milchröhren Behälter von Reservematerial sind. So fand er, dafs der Milchsaft

---

1) Haberlandt, Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren. Sitzungsber. d. K. Akad. der Wissensch. Wien. 87. Bd. 1883.

2) Pirotta und Marcatili, Sui rapporti tra i vasi laticiferi ed il sistema assimilatore nelle piante. Annuario dell' Istituto botanico di Roma. Vol. II. 1885.

3) Gaucher a. a. O.

4) Hanstein, Die Milchsaftgefäfse etc. Berlin 1864.

5) Faivre, Recherches sur la circulation et le rôle du latex dans le Ficus elastica. Ann. sc. nat. 5e série. 1866. — Derselbe. Etudes sur le latex du mûrier blanc. Ann. sc. nat. 5e série, bot. 1868. — Derselbe. Rech. sur le latex etc. chez l'embryon du Tragopogon porrifolius. Comptes rendus T. 88, 1879, pag. 269 u. 369.

6) Schullerus, Über die physiol. Bedeutg. des Milchsaftes von Euph. Lathyris. Abh d. bot. Vereins d. Prov. Brandenb. XXIV. 1882.

von Morus alba in üppig vegetierenden Pflanzenteilen dünnflüssig und substanzarm wird; das Gleiche zeigte sich bei Keimlingen von Tragopogon porrifolius, die unter Bedingungen kultiviert wurden, welche die Assimilation der Kohlensäure ausschliefsen. Hauptsächlich Versuche an Keimlingen sind es auch, welche Schullerus zu der Überzeugung führten, dafs der Milchsaft ein Bildungssaft ist. Er wählte als Objekte Euphorbia-Arten, namentlich E. Lathyris. Inwiefern die aus all diesen Beobachtungen gezogenen Schlufsfolgerungen berechtigt sind, wird im zweiten Teile dieser Abhandlung näher erörtert werden, in welchem die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Milchsafts behandelt werden soll.

Erkennt man diese letztere nicht oder nicht in dem Umfange, in dem es Faivre und Schullerus wollen, an, so bleibt als weitere Möglichkeit nur die, die Milchröhren als Exkretbehälter[1]) aufzufassen. Es fehlt nicht an Autoren, welche diese Ansicht vertreten oder für wahrscheinlich halten, wenngleich weitaus die Mehrzahl der Forscher, die über die Bedeutung des Milchsafts gearbeitet haben, geneigt ist, ihm in erster Linie eine physiologische Funktion zuzuschreiben. Doch auch diese letzteren müssen sich fragen, wie es sich erklärt, dafs der Gehalt an Harzen, Kautschuk, Alkaloiden etc., kurz an Körpern, welche aus dem Stoffwechsel ein für allemal ausgeschaltet sind,[2]) ein so hoher ist. Hat der Milchsaft wirklich ausschliefslich eine physiologische Funktion, dann bleibt nichts anderes übrig, als die Exkrete für völlig nutzlose Produkte zu halten, die zufällig in den Milchröhren abgelagert werden. Gesetzt, diese Meinung entspräche den Tatsachen, so könnte man der Pflanze den Vorwurf nicht ersparen, dafs sie äufserst wenig ökonomisch wirtschafte; denn so viel wir wissen, werden die Harze etc. unter grofsem Aufwand von Kohlehydraten gebildet.[3]) Was hätte also diese Verschwendung für

1) Das Wort Exkret ist hier im rein physiologischen Sinne gebraucht; es sind darunter Ausscheidungsprodukte zu verstehen, welche nicht wieder in den Stoffwechsel gerissen werden.

2) S. hierüber auch Tschirch, Milchsaft- bzw. Gummiharzbehälter etc. in Arch. d. Pharm. XXIV. 1886, pag. 818.

3) Vgl. Frank, Pflanzenkrankheiten, I. Bd., 2. Aufl., 1895, pag. 41 ff., besonders pag. 42 und 48, wo die Frage nach der Herkunft des Harzsafts der Coniferen (einer Lösung von Harzen, d. h. Oxydationsprodukten von Terpenen in Terpentinöl) behandelt wird. Es kann danach, sowie nach den Untersuchungen von Strasburger (Leitungsbahnen, 1891, pag. 4 ff.) kein Zweifel sein, dafs der Harzsaft aus Nährmaterial, besonders aus Stärke, welche den die Harzbehälter umgebenden Zellen zugeführt wird, entsteht. Hierfür spricht auch die Tatsache, dafs das Terpentinöl die kohlenstoffreichste Substanz des Baumes ist. Für die

einen Sinn, wenn sie einzig und allein zu dem Resultate führte, Stoffe, welche für die Pflanze einen hohen Nährwert besitzen, in solche zu verwandeln, die ihr zu nichts mehr nütze sind?

Man wird jedenfalls zugeben müssen, dafs dann eine Erklärung der phylogenetischen Entwicklung der Milchsaftbehälter vom Standpunkte der Deszendenz- und Selektionstheorie aus zum mindesten auf erhebliche Schwierigkeiten stofsen mufs. Auch die hohe Entwicklungsstufe des Milchröhrensystems in den verschiedenen, zum Teil im natürlichen System weit auseinanderstehenden Pflanzenfamilien deutet mit Entschiedenheit darauf hin, dafs es sich um eine alte, der Pflanze nützliche Akquisition handelt, welche sich im Laufe der Zeit durch Auslese vervollkommnet hat. Wären die Milchsäfte, insbesondere die darin in grofser Menge vorhandenen Kautschuk- und Harzstoffe völlig wertlose Produkte, so liefse sich nicht einsehen, weshalb sie der das Untaugliche und Schädigende beseitigenden Wirkung der natürlichen Zuchtwahl mit so grofser Energie widerstanden haben.

Allein mit Rücksicht auf den im allgemeinen sehr hohen Gehalt an für die Ernährung der Pflanze wertlosen Substanzen mag es daher berechtigt erscheinen, die Frage aufzuwerfen, ob nicht der Milchsaft in anderer als rein physiologischer Beziehung der Pflanze Dienste leisten kann. Soweit mir bekannt, ist die Meinung, dafs dem Milchsaft eine ökologische Bedeutung zukomme, in allgemeinerer Form bisher nur von de Vries[1]) und Stahl[2]) ausgesprochen worden. In Analogie mit dem Harze der Nadelhölzer, dem de Vries hauptsächlich den Zweck zuschreibt, den Wundverschlufs zu besorgen, glaubt er eine ähnliche Bedeutung für den Milchsaft annehmen zu müssen. Stahl dagegen hält die Milchröhren für Schutzorgane gegen Tiere, eine Ansicht, die für verschiedene spezielle Fälle schon wahrscheinlich gemacht worden ist. Sehr bekannt sind z. B. die mehrfach untersuchten Milchsafthaare, welche an den Hüllblättern der Blütenstände von Cichoriaceen auftreten und unzweifelhaft ein Abwehrmittel gegen Angriffe der Tierwelt bilden.[3])

Harze und Kautschuksubstanzen des Milchsafts eine ähnliche Entstehung anzunehmen, liegt somit sehr nahe. Im übrigen vgl. den III. Teil dieser Arbeit

1) H. de Vries, Über einige Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels. Landw. Jahrb. Bd. X. 1881.

2) E. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena 1888, pag. 2, 3, 112, 113.

3) Kerner, Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Wien 1876. — Delpino, Osservazioni e note botaniche Malpighia, III, 1890. — Kny, Über die Milchsafthaare der Cichoriaceen. Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde. Berlin. 18. Juli 1893. — Zander, in Bibliotheca botanica 1895.

Die vorstehenden kurzen Bemerkungen, welche nur ganz im allgemeinen die wichtigsten Fragen andeuten sollen, die noch einer definitiven Lösung harren, dürften genügen, um zu zeigen, wie wenig Sicheres bis jetzt über die Bedeutung des Milchsafts der Pflanzen bekannt ist. Es kann nicht die Aufgabe einer einzigen, kurzen Abhandlung sein, hierüber eine endgiltige Entscheidung zu geben. Vorliegende Untersuchungen, welche im botanischen Institut der Universität Jena auf Anregung des Herrn Professor Stahl unternommen wurden, beabsichtigen nur, zur Klärung der Frage einen kleinen Beitrag zu liefern.

II. Physiologischer Teil.

Aufser Faivre und Schullerus, welche, wie wir schon sahen, mit Bestimmtheit für eine physiologische Bedeutung des Milchsafts eintreten, haben Hanstein,[1] Schimper[2]) und A. Leblois[3]) einige diesbezügliche Versuche angestellt und sind zu wesentlich anderen Resultaten gelangt.

Hanstein hat bei seinen grundlegenden Untersuchungen über die Funktion der Siebröhren mit sehr vielen Pflanzen Ringelungsversuche gemacht. Dabei hat sich ergeben, dafs Pflanzen mit bicollateralen Gefäfsbündeln (Solaneen, Asclepiadeen etc.) sich anders verhalten als solche mit collateralen. Steckt man einen Zweig der letzteren, der einige Zentimeter oberhalb der Schnittfläche geringelt ist, in Wasser, so bilden sich die Wurzeln ausschliefslich oder in ganz überwiegender Zahl oberhalb der Incision, während sich bei denjenigen mit bicollateralen Gefäfsbündeln in den dem Ringelschnitt oben und unten anliegenden Zonen kein Unterschied in der Wurzelbildung zeigt. Hier wird der basale Teil durch die innerhalb des Xylems gelegenen Siebröhrenbündel ernährt. Würden nun die markständigen Milchröhren der Pflanzen mit collateralen Bündeln (Ficus-Arten, Euphorbien) ebenso wie die Siebröhren die Leitung plastischer Stoffe zu besorgen haben, so müfsten sich diese Pflanzen wie solche mit bicollateralen Gefäfsbündeln verhalten. Versuche mit Stecklingen von Ficus Carica zeigten nun, dafs unterhalb der Incision nur eine äufserst schwache Wurzelbildung eintritt, so dafs eine durch die Milchröhren vermittelte Nahrungszufuhr aus den oberen Partien als ausgeschlossen angesehen

1) Hanstein a. a. O.

2) Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg. 1885.

3) A. Leblois a. a. O.

werden mufs. Dieses Resultat wurde bestätigt durch einen Versuch an Ficus australis. Hier wurde unterhalb der Spitze eines entblätterten Zweiges ebenfalls ein Ringelschnitt angebracht. Der Zweig starb ab, was nicht eingetreten wäre, wenn ihm von den assimilierenden Teilen unterhalb der Ringelung Nahrung zu neuer Knospenentfaltung hätte zugeführt werden können.

Im Widerspruch mit diesen Ergebnissen, die die Funktion der Milchröhren als Leitungsorgane plastischer Substanzen ausschliefsen, stehen die Folgerungen, welche Faivre[1]) aus seinen Versuchen an Ficus elastica zieht. Er sagt: „Le latex se comporte comme une sève élaborée, assimilable, indispensable à l'entretien et l'accroissement de la plante. Privé de ce suc, le végétal périt; gorgé de ce liquide, il se développe avec rigueur.“ Sehen wir zu, worauf sich diese Behauptungen stützen.[2]) Zu einem ersten Versuch verwandte Faivre einen kleinen Gummibaum, an dem er eine ringförmige Incision einige Centimeter über dem Ansatz der Wurzeln anbrachte. Oberhalb derselben waren acht Blätter entwickelt, unterhalb befanden sich keine. Nach zwei Jahren hatten sich diese acht Blätter auf 25 vermehrt, der untere Teil hatte keine erzeugt, seine Rinde war vertrocknet. Die Wurzeln zeigten keinen Zuwachs. Hieraus folgert Faivre „la nécessité de considérer le latex comme le suc nourricier, comme la véritable sève élaborée.“

Nachdem wir über die Bedeutung der Siebröhren und die Wanderung der Assimilate orientiert sind, haben diese an sich schon sehr gewagten Schlufsfolgerungen ihre Berechtigung verloren. Der Versuch beweist nicht im mindesten eine ernährende Rolle des Milchsafts. Er würde mit einer nicht milchsaftführenden Pflanze ganz ähnlich ausgefallen sein, indem einfach die durch die Tätigkeit der vorhandenen Blätter gebildeten Assimilate zur Entwicklung neuer verwandt werden.

Von den weiteren Versuchen Faivres sind die beiden wichtigsten die folgenden:

1. An einer normalen Ficus elastica-Pflanze wurden zwei Incisionen angebracht. Der oberste Stammteil trug drei Blätter, der mittlere, zwischen den beiden Ringelungen gelegene, acht, im unteren waren sie abgetragen. Nach sechs Monaten war der obere Teil in

1) Faivre a. a. O. 1866.

2) Ich würde es nicht für nötig halten, auf die jetzt veralteten und mit unzulänglichen Methoden angestellten Versuche Faivres hier näher einzugehen, wenn sie nicht in der Literatur fast allgemein mit grofsem Nachdrucke zitiert, oft sogar als mafsgebend hingestellt würden.

die Länge gewachsen, die Zahl seiner Blätter hatte sich vermehrt; im mittleren Teil liefs sich Dickenwachstum konstatieren, die zwei untersten Blätter waren abgefallen, in den Achseln der oberen hatten sich Seitentriebe entwickelt. Der untere Abschnitt zeigte keine Veränderung.

2. Anfang Oktober wurden von einer geringelten Pflanze alle Blätter abgetragen mit Ausnahme von vier unterhalb der Ringelung. Am 21. Dezember hatte die Endknospe mehrere Blätter entfaltet, unter der Incision waren drei Seitenknospen in Entwicklung begriffen. Durch Zufall wurde zu dieser Zeit der obere Teil abgebrochen. Die drei Seitenknospen nahmen darauf eine rapide Entwicklung, welche nach Abtragung der vier Blätter zwar fortfuhr, aber in sehr abgeschwächtem Mafse. Nach Entfernung der drei Knospen bildeten sich einige neue kleine Adventivknospen, die aber äufserst schwache Entwicklung zeigten.

Faivre zieht aus dem Verlauf dieser Versuche zunächst die richtige Konsequenz, dafs die Abtragung der Blätter einen Einflufs auf die Entwicklung der Knospen hat. Wenn er jedoch weiter daraus schliefst, dafs es der in diesen Blättern produzierte Milchsaft ist, der ihnen die Nahrung zuführt, so ist hiefür der positive Beweis nicht erbracht. Es liegt im Gegenteil viel näher anzunehmen, dafs die Blätter der Endknospe (Versuch 2) die zu ihrer Entfaltung nötigen Stoffe in allererster Linie der Rinde entnommen haben und nachher ihrerseits durch Produktion von Assimilaten für das zur Weiterentwicklung der Knospe erforderliche Nährmaterial gesorgt haben. In gleicher Weise erklärt sich dann die Hemmung in der Entwicklung der Seitentriebe nach Abtragen ihrer assimilationsfähigen Stützblätter (Versuch 2) und das Verhalten der Pflanze in Versuch 1.

Um etwas Bestimmteres über die physiologische Bedeutung des Milchsafts aussagen zu können, ist eine andere Versuchsanordnung nötig.

Ich untersuchte zunächst ein mittelgrofses Exemplar von Ficus Carica. Im Mai, noch ehe der Baum Blätter entwickelt hatte, brachte ich an mehreren Zweigen in verschiedener Entfernung von deren Endknospe Ringelschnitte an und verfolgte die Entwicklung der Blätter und die Längenzunahme der neu gebildeten Internodien. Um eine Bildung von Assimilaten in den über der Ringelung gelegenen Zweigabschnitten möglichst auszuschliefsen, entfernte ich die jungen Blätter immer kurz nachdem sie sich entfaltet hatten. Zum Vergleiche tat ich dasselbe mit Endknospen von Zweigen, die nicht geringelt waren. Die Blätter der Knospen, welche sich am Ende

geringelter Zweige befanden, erreichten vom Beginne ihrer Entfaltung bis zur Abtragung immer eine viel geringere Gröfse als die der normalen Knospen in derselben Zeit. Die Ausbildung der ersteren wurde allmählich immer schwächer, bis sie ganz aufhörte, und zwar trat das um so eher ein, je näher die Incision dem Vegetationspunkt des Zweiges lag. Gleichzeitig konnte man bemerken, dafs unterhalb der Incisionen nach ca. fünf Wochen 8 oder 9 Adventivknospen ausgetrieben waren, von denen die obersten schon einige kleine Blätter entwickelt hatten. Trotz des regelmäfsigen Abtragens der Blätter an den Vergleichsknospen hatten sich an den normalen Zweigen keine Adventivknospen gebildet, sondern der Vegetationspunkt wuchs unaufhörlich fort und bildete immer neue Blätter.

Einen ähnlichen Versuch stellte ich in der Weise an, dafs ich zwei Zweige von Ficus Carica entblätterte und verdunkelte; einer davon wurde kurz unter dem Vegetationspunkt geringelt. Bei ersterem (dem nicht geringelten) trieb die Endknospe zu einem etiolierten, beblätterten Sprofs aus; bei letzterem verkümmerte sie und es zeigten sich kurz unterhalb der Ringelung etiolierte Seitentriebe.

Ich wiederholte solche und ähnliche Vergleichsversuche mehrfach an verschiedenen Exemplaren von Ficus Carica und möchte der Übersicht halber wenigstens von einem die zahlenmäfsigen Angaben mitteilen. Er unterscheidet sich von dem zuerst beschriebenen dadurch, dafs die sich entfaltenden Blätter nicht abgetragen wurden, sondern ihre Zuwachsgröfse immer gemessen wurde, und dafs neben total auch partiell geringelte Zweige beobachtet wurden:

Zweig A, am 17. Mai total geringelt.

17. Mai: Die Ringelung (0,3 cm breit) befindet sich 1,1 cm unterhalb des Ansatzes vom diesjährigen, noch grünen Trieb. Die Länge des letzteren beträgt 1,0 cm. Oberhalb der Ringelung befindet sich kein Seitentrieb und aufser der Endknospe keine Knospe. Die schon entfalteten, jungen Blätter der Endknospe werden abgetragen.

30. Mai: Länge des grünen Triebs: 1,1 cm. Der Trieb hat noch keine neuen Blätter entfaltet. Unter der Ringelung hat sich eine kleine Seitenknospe entwickelt.

24. Juni: Länge des grünen Triebs: 1,3 cm. Es haben sich oberhalb der Ringelung zwei kleine, verkümmerte Blätter entwickelt. Die Spreite des älteren hat eine Länge von 1,7 cm, die des jüngeren von 1,1 cm. Unterhalb der Ringelung befinden sich jetzt zwei Triebe; der obere hat zwei, der untere ein Blatt.

12. Juli: Das Zweigstück oberhalb der Ringelung ist eingegangen, während die unterhalb derselben befindlichen Triebe weiter eine kräftige Entwicklung nehmen.

Gesamtzuwachs des grünen Triebs oberhalb der Ringelung: 0,3 cm.

Zweig B, am 17. Mai partiell geringelt ($^3/_5$ des Umfangs entfernt).

17. Mai: Die Ringelung befindet sich 0,6 cm unterhalb des Ansatzes vom diesjährigen, grünen Trieb. Die Länge des letzteren beträgt 1,9 cm. Über der Ringelung sind weder Seitentriebe noch -Knospen. Die dort entfalteten Blätter werden abgetragen.

30. Mai: Länge des grünen Triebs: 2,6 cm. Es hat sich über der Ringelung ein Blatt entwickelt, dessen Spreite 3,0 cm lang ist.

24. Juni: Länge des grünen Triebs: 3,7 cm. Es finden sich oberhalb der Ringelung zwei Blätter; das ältere hat eine Spreitenlänge von 8,9 cm, das jüngere von 6,7 cm. Unter der Ringelung beginnt gegenüber der Brücke ein kleiner Seitenzweig sich zu entwickeln.

6. Juli: Länge des grünen Triebs: 4,0 cm. Oberhalb der Ringelung drei Blätter von der Spreitenlänge 9,0 cm, 7,4 cm und 3,5 cm. Der Seitenzweig unter der Ringelung hat ein kleines Blatt.

Gesamtzuwachs des grünen Triebs oberhalb der Ringelung: 2,1 cm.

Zweig C, nicht geringelt.

17. Mai: Die Länge des diesjährigen, grünen Triebs beträgt 1,5 cm. Oberhalb der Ringelung sind weder Seitentriebe noch -Knospen. Die dort entfalteten Blätter werden abgetragen.

30. Mai: Länge des grünen Triebs: 2,0 cm. Ein Blatt ist im Entfalten begriffen.

24. Juni: Länge des grünen Triebs 4,8 cm. Es haben sich drei Blätter entwickelt, deren Spreitenlänge 11,2 cm, 9,4 cm und 2,8 cm beträgt.

6. Juli: Länge des grünen Triebs 4,8 cm. Spreitenlänge der Blätter: 11,2 cm, 10,6 cm und 6,0 cm.

Seitenzweige haben sich unterhalb des Ansatzes vom diesjährigen Triebe nicht entwickelt.

Gesamtzuwachs des am 17. Mai entblätterten Triebes: 3,3 cm.

Über die Deutung aller dieser Versuche können kaum Zweifel bestehen. Die Endknospen der total geringelten Zweige haben sich auf Kosten der in dem über der Incision gelegenen Zweigstücke gespeicherten Reservestoffe entwickelt. Da die Menge dieser Stoffe um so geringer sein mufs, je kürzer das Zweigstück ist, so erklärt es sich, dafs die Knospen von Zweigen mit einer sehr hochgelegenen Ringelung ihre Entwicklung eher einstellen als die, welche einen gröfseren Zweigabschnitt ausbeuten können, ein Verhalten, das wenig verständlich wäre, wenn die markständigen Milchröhren den Transport der Nährstoffe übernähmen. Ebensowenig liefse sich dann das Austreiben der Adventivknospen unterhalb der Ringelung erklären, für dessen Zustandekommen jedenfalls die durch die Ringelung bedingte Stauung der in den Leitungsbahnen nach oben beförderten Nährstoffe eine wesentliche Rolle spielt.[1]) Vergleichsversuche mit

1) Vgl. hiezu Frank, Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten II. Aufl., 1895, Bd. I pag. 81, ferner Jost, Vorl. über Pflanzenphysiologie, 1904, pag. 409 ff., und Goebel, Organographie I., 1898, pag. 37—43. Ob diese Stoffe direkt als Reiz wirken,

Fraxinus excelsior ergaben denn auch, dafs sich Ficus Carica genau so verhält, wie Bäume, die keinen Milchsaft enthalten.[1])

Zu einem weiteren Versuche verwandte ich ein kleines Exemplar von Ficus elastica, an welchem ich nahe der Spitze einen Ringelschnitt anbrachte. Oberhalb der Ringelung wurden alle Blätter entfernt bis auf diejenigen, welche sich noch in der Knospenlage befanden; die grüne Rinde dieses Abschnitts wurde, um die Assimilation auszuschliefsen, mit Stanniol bedeckt. Wenn unter diesen Umständen die Knospen oberhalb der Ringelung ausgetrieben hätten, so hätte man daraus schliefsen können, dafs ihnen die im unteren Teile gewonnenen Assimilate durch Vermittlung des Milchsafts zugeführt worden wären. Das geschah jedoch nicht. Die noch zusammengefalteten Blätter der Endknospe blieben zwar zunächst noch frisch, entwickelten sich aber nicht weiter, obwohl der Stammteil über der Ringelung noch mehrere Wochen nach Vornahme der Operation reich an Milchsaft war. Nach und nach starb dann dieser Abschnitt ab. Im unteren Teile dagegen entwickelten sich zwei Blattachselknospen zu kräftigen Trieben.

Um die Wurzelbildung an geringelten Zweigstücken zu studieren, verwandte ich Ficus australis, dessen sich auch Hanstein zu seinen Versuchen bedient hat. Die Pflanze enthält bekanntlich ebenfalls markständige Milchröhren. Die aufgehängten Zweige wurden in der feuchten Kammer bei einer Temperatur von 25° aufgehängt und trieben schon nach wenigen Tagen Wurzeln. Bei den total geringelten Exemplaren war die Wurzelbildung unterhalb der Ringelung gering oder fehlte ganz, während darüber viele Wurzeln austrieben. Die partiell geringelten nahmen, wie zu erwarten, in ihrem Verhalten eine Mittelstellung zwischen den total und den nicht geringelten ein. Dieses Ergebnis steht also mit den Faivre'schen Schlufsfolgerungen in Widerspruch und enthält eine Bestätigung der Resultate Hansteins.

Obwohl nun alle diese Versuche eine eventuelle, geringe Beteiligung des Milchsafts bei der Leitung von Nährmaterial nicht ab-

---

ist allerdings nicht sicher nachgewiesen. Zu beachten ist auch, dafs der traumatische Reiz mitwirken könnte. Interessant in dieser Richtung sind die neuesten Mitteilungen von J. Massart auf dem VI. internationalen Physiologenkongrefs in Brüssel.

1) Ganz andere Resultate erzielt man dagegen mit Pflanzen, die bicollaterale Gefäfsbündel besitzen. Siehe hierüber Hanstein a. a. O., Voechting, Über Organbildung I., Bonn 1878, pag. 64 (Versuche mit Lycium barbarum) u. a.

solut ausschliefsen, geht doch so viel daraus hervor, dafs für die Annahme, er sei ein Reserve- oder Bildungsstoff, durchaus keine Beweise vorliegen. Eine so hervorragende ernährungsphysiologische Bedeutung, wie Faivre dem Milchsaft zuschreibt, besitzt er bei Ficus sicher nicht und in diesem Sinne kann ich den Angaben Hansteins nur beistimmen, ohne jedoch im allgemeinen seine Ansicht über die Funktion des Milchsafts zu teilen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dafs bei anderen Pflanzen unter Umständen der Milchsaft nicht doch die Rolle eines Bildungssaftes übernehmen könnte. Die Literatur ist an diesbezüglichen Untersuchungen sehr arm. Faivre selbst hat das Verhalten des Milchsafts von Morus alba und Tragopogon porrifolius unter veränderten Lebensbedingungen studiert. Die Schlufsfolgerungen, zu denen er kommt, scheinen seine frühere Ansicht in vollem Umfange su bestätigen, doch lassen auch sie verschiedene, schwerwiegende Einwände zu. Er fand, dafs der Milchsaft von Morus alba im Frühling, beim Austreiben junger Knospen dünnflüssiger wird, was er als Substanzverminderung deutet. Dasselbe trat ein, wenn Zweige durch Entblätterung zur Entfaltung von Achselknospen veranlafst wurden, ferner in Stecklingskulturen. Daraus schliefst Faivre: „Le latex est appelé à jouer dans la nutrition végétale un rôle important et direct.“ Schwendener[1]) hat einige Versuche Faivres wiederholt, konnte jedoch zu keinem abschliefsenden Resultat kommen. Er betont mit Recht, dafs ein Wässerigwerden des Milchsafts noch kein absolutes Anzeichen für die Stoffabgabe an andere Gewebe ist. „In den Organen, deren Milchsaft wässerig geworden war, fanden sich nämlich hin und wieder pfropfenartige Massen in den Milchröhren, welche offenbar durch Gerinnen entstanden waren.“ Da die Weifsfärbung des Milchsafts von den in Emulsion befindlichen Kautschukkügelchen herrührt,[2]) so würde man mit Faivre das Wässerigwerden auf eine Resorption des Kautschuks von seiten des umgebenden Gewebes zurückführen müssen. Dazu liegt aber, wie schon erwähnt wurde, nach unseren übrigen pflanzenphysiologischen Erfahrungen nicht der geringste Grund vor, denn wir kennen kein Beispiel, in welchem die chemisch sehr trägen Harze und Kautschukarten etc. wieder in den Stoffwechsel aufgenommen werden. Aufser dem von Schwendener erhobenen Einwurf lassen sich noch ver-

1) Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäfsen. Sitzungsber. der Akademie der Wissensch. Berlin 1885.

2) Fett kommt im Milchsaft von Ficus elastica nicht oder wenigstens nicht in nennenswerter Menge vor, kann also die Emulsion nicht bedingen.

schiedene andere Bedenken geltend machen, auf die ich bei Besprechung der Versuche von Schullerus eingehen werde (s. pag. 147). Abgesehen davon kann es überhaupt nicht Wunder nehmen, dafs bei Pflanzen, die sich zur Winterruhe vorbereiten, deren sämtliche Gewebe folglich Veränderungen erleiden, auch im Milchsafte Stoffumsetzungen eintreten, wodurch dieser eine kompaktere, mehr schleimige Konstitution annimmt. Daraus allein läfst sich noch nicht ableiten, dafs er als Reservematerial dient, es sei denn, dafs man tatsächlich eine absolute Zunahme an Nährstoffen bei Eintritt der Winterruhe konstatiert hätte. Das ist jedoch von Faivre nicht geschehen. Inverse Vorgänge könnten im Frühling das Wässerigwerden des Milchsafts hervorrufen, wofür vielleicht zum Teil das durch den Wurzeldruck in die Gewebe geprefste Wasser verantwortlich zu machen ist. Von einem einwandfreien Beweise für die physiologische Funktion des Milchsafts als Nährstoff kann also auch hier nicht die Rede sein. Natürlich ist eine Stoffabgabe an die anderen Gewebe nicht ausgeschlossen; dafür, dafs sie stattfinden mufs, liegt aber auch dann noch kein zwingender Grund vor, wenn sich die Beobachtung Faivres, dafs sich der Zuckergehalt des Milchsafts in gewissen Entwicklungsphasen vermindert, bestätigen sollte; denn der Zucker kann ebensowohl zur Stoffproduktion in den Milchröhren selbst Verwendung finden. Ich werde auf diesen Punkt unten nochmals zu sprechen kommen.

Bei seinen Versuchen mit Tragopogon porrifolius bediente sich Faivre anderer Methoden. Er verwandte ausschliefslich Keimpflanzen, die er den verschiedensten Lebensbedingungen unterwarf. Gleichgiltig, unter welchen Verhältnissen die Keimung der Samen stattfand, es kam immer in einer gewissen, sehr frühen Entwicklungsperiode zur Ausbildung von Milchröhren mit einer beträchtlichen Menge Milchsaft. Das weitere Verhalten der Pflanzen war jedoch je nach den Bedingungen, unter denen sie aufwuchsen, verschieden. Faivre beobachtete, dafs bei Lichtabschlufs vom Beginn der Keimung an der entstandene Milchsaft allmählich verschwindet. Liefs er die Pflänzchen sich zuerst unter normalen Lichtverhältnissen entwickeln, so bildete sich Chlorophyll und dicker, weifser Milchsaft in reicher Menge. Infolge nachheriger Verdunkelung trat zugleich mit dem Etiolement eine Abnahme des Milchsafts ein. Letztere zeigte sich auch bei Kulturen in sauerstoffreicher Luft, bei hoher Temperatur und in sehr gutem Nährboden. Indem ich in eine kritische Besprechung der Versuche erst später eintreten kann, möchte ich hier

nur den Umstand betonen, den auch Faivre mehrfach hervorhebt, dafs nämlich in den Fällen, in denen der Milchsaft an Menge scheinbar abnimmt oder verschwindet, ein sehr rapides Wachstum der Keimpflanzen stattfindet. Faivre legt das alles in dem Sinne aus, dafs der Milchsaft von Tragopogon porrifolius der Pflanze als Nährmaterial dient; er schreibt ihm dieselbe Funktion wie den Reservestoffen zu, wofür nach seiner Ansicht namentlich zwei Gründe mafsgebend sind: erstens, dafs der Milchsaft unter denselben Verhältnissen schwindet, unter denen im allgemeinen die Reservestoffe von der Pflanze verbraucht werden; zweitens, dafs in den Keimpflanzen von Tragopogon aufser dem Milchsaft angeblich kein Reservematerial vorhanden ist.

In direktem Widerspruch mit den Faivre'schen Ergebnissen stehen Versuche, welche A. Leblois in Van Tieghems Laboratorium an der Tragopogon sehr nahe verwandten Cichoriacee Scorzonera hispanica angestellt hat. Sie hat Samen dieser Pflanze unter normalen Bedingungen und bei Lichtabschlufs keimen lassen und konnte in keinem Falle eine erhebliche Abnahme des Milchsafts konstatieren; es zeigte sich im Gegenteil in beiden Kulturen deutlich eine Zunahme. Aus den Keimblättern der vier Wochen verdunkelten Exemplare flofs noch Milchsaft in normaler Menge aus, erst wenn Anzeichen des Absterbens eintraten, verschwand er, was jedoch in gleicher Weise für Pflanzen gilt, welche sich bei Licht entwickelt hatten. Zu anderen Versuchen verwandte A. Leblois Pflänzchen, die bei Licht gekeimt hatten, verdunkelte sie und schlofs aufserdem von Anfang an die Aufnahme von Nährsalzen aus, indem sie die Keimlinge in Sandboden kultivierte und nur mit destilliertem Wasser begofs. Sehr bald trat ein Etiolieren ein, die Pflanzen enthielten aber selbst dann noch sehr viel Milchsaft, als die Keimblätter zu vertrocknen begannen. Daraus schliefst die Verf.[1]: „Les expériences que nous avons faites, nous semblent démontrer que dans les conditions où nous nous sommes placée, le latex était un produit de sécrétion et non de réserve."

Ich selbst habe in ganz ähnlicher Weise Versuche mit Tragopogon floccosus, Campanula medium, Vincetoxicum nigrum und Chelidonium majus angestellt. Die Samen wurden in Gartenerde gesät und unter Lichtabschlufs zum Keimen gebracht. Die etiolierten, äufserst schmächtigen Keimpflanzen enthielten noch kurz vor ihrem Verfall

1) a. a. O. pag. 314.

relativ viel Milchsaft, der sich von dem der Vergleichspflanzen nur durch eine etwas dünnere Beschaffenheit unterschied, was leicht verständlich erscheint und, wie wir sahen, durchaus nicht die Annahme rechtfertigt, der „nährende“ Milchsaft sei von den anderen Geweben resorbiert worden. Der Saft der aus den winzigen Samen hervorgewachsenen äufserst schmächtigen Chelidoniumpflänzchen hatte übrigens dieselbe gelbe Färbung wie der der normalen.

Danach scheint mir die Richtigkeit der Faivre'schen Versuche mit Tragopogon porrifolius, deren Beweiskraft an sich schon mehrere Einwände zuläfst, ernstlich in Frage gestellt.

In sehr eingehender Weise hat Schullerus die physiologische Bedeutung des Milchsafts studiert. Er hat für seine Untersuchungen ausschliefslich Euphorbien, namentlich Euphorbia Lathyris gewählt. Da ich mehrfach Gelegenheit hatte, einige seiner Versuche zu wiederholen, teils in derselben, teils in modifizierter Form, so mufs ich die Methode und die Bedingungen, unter denen sie angestellt wurden, etwas näher besprechen. Es handelt sich auch hier hauptsächlich um Keimpflanzen. Schullerus hat zunächst das Verhalten des Milchsafts im Entwicklungsgange der Euphorbia Lathyris genauer verfolgt und dabei im allgemeinen gefunden, dafs in Zeiten sehr lebhafter Entwicklung die Bestandteile des Milchsafts eine beträchtliche Vermehrung erkennen lassen, während sie in Perioden der Ruhe an Menge zurücktreten. Im sich entwickelnden Embryo ist in den Milchzellen deutlich ein stark lichtbrechender, körniger Inhalt zu sehen [„Plasmakörnchen“ [1])]; mit Sicherheit lassen sich ferner Gerbstoffe und Stärke nachweisen. Bei Beginn der Ruheperiode, im reifen, trockenen Samen, tritt eine auffallende Abnahme aller Bestandteile des Milchröhreninhalts ein, während die übrigen Gewebe mit Reservematerial angefüllt sind. Diese Verhältnisse erfahren bei der Keimung des Samens eine schnelle Änderung, indem hier ein grofser Substanzreichtum in den Milchzellen festzustellen ist, der sich deutlich in dem Vorhandensein zahlreicher Stärkekörner kundgibt. In der überwinternden, einjährigen Pflanze zeigen sich analoge Erscheinungen. Die Blätter, namentlich aber die Achse, enthalten im Vergleich zum Sommer einen dünnflüssigen Milchsaft, dessen Stärkegehalt äufserst gering geworden ist; in den Wurzeln findet man die Milchröhren von einer zähen, „plasmaähnlichen“ Substanz erfüllt, in der weder Fett noch Stärke in nennenswerter Menge enthalten sind. Dieses ver-

1) Diese Bezeichnung ist, wie schon Schimper (a. a. O.) bemerkt, entschieden unrichtig. Wahrscheinlich handelt es sich um Harze oder Kautschuk.

schiedene Verhalten in der sich entwickelnden und der ausgebildeten Pflanze veranlafst Schullerus, den Milchsaft „in seiner Totalität" als Nährmaterial anzusehen, „welches wieder in den Stoffwechsel der Pflanze eintreten, in die Zellen eindringen kann, wie es aus den Zellen in die Milchsaftschläuche eingedrungen war". Eine weitere Bestätigung seiner Ansicht erblickt Schullerus in folgenden Kulturversuchen: Samen von Euphorbia Lathyris wurden in gewöhnliche Walderde gesät und teils unter normalen Bedingungen (Zimmertemperatur, diffuses Licht etc.) belassen, zum Teil verdunkelt, zum Teil in einen Behälter mit kohlensäurefreier Luft gebracht. Nach etwa fünf Tagen begann die Keimung. Bis zum Verbrauch des Endosperms zeigten sich in der Beschaffenheit des Milchsafts der Pflanzen aller drei Kulturen keine Verschiedenheiten. Solche machten sich aber in den folgenden Entwicklungsstadien geltend. Kurz nachdem die letzten Endospermreste verbraucht waren, trat in allen drei Kulturen ein kurzer Stillstand in der Entwicklung ein; der ursprüngliche, einer fetten Kuhmilch gleichende Milchsaft hatte in diesem Stadium das Ansehen einer bläulich schimmernden, mageren Milch. Schullerus gibt an, dafs von gleichgrofsen, normalen und verdunkelten Pflänzchen der bezeichneten Entwicklungsphase (des durch den Lichtabschlufs beschleunigten Wachstums wegen mufs man von diesen jüngere Exemplare nehmen), letztere einen an „plasmatischer Substanz", Fett und Stärke ärmeren Milchsaft aufweisen, dagegen viel Gerbsäure und namentlich Kristalle von apfelsaurem Kalk enthielten. Während nun die in kohlensäurefreier Luft und im Dunkeln befindlichen Pflanzen allmählich ihrem Tode entgegeneilten, der drei bis vier Wochen nach Beginn der Keimung eintrat, begannen die normalen Pflanzen auf Kosten der selbstbereiteten Assimilate zu wachsen; der Milchsaft in ihnen zeigte bald wieder seine alte, glänzendweifse Färbung, ein Kennzeichen seines Substanzreichtums. Die Untersuchung der unter abnormen Bedingungen kultivierten Pflanzen wurde erst vorgenommen, nachdem sie verhungert waren. Der Milchsaft war niemals ganz verschwunden, besonders im Stengel nicht, auch Stärke war immer nachzuweisen, die Körner zeigten jedoch eine unregelmäfsige Form, waren „entweder ungemein lang und schmal, oder in der Mitte dicker mit scharf zugespitzten Enden, Erscheinungen, welche auf deren Lösung deuteten". Besonders gering waren die Milchsaftmengen in den im Gewächshaus (Durchschnittstemperatur 20 °) bei Lichtabschlufs gezogenen, sehr stark verlängerten, etiolierten Keimlingen, welche in einzelnen Fällen erst sechs Wochen nach dem

Aufgehen abstarben und dann untersucht wurden. — Um den Milchsaft möglichst zum Verschwinden zu bringen, kultivierte Schullerus ferner Keimpflanzen von Enphorbia Lathyris in sehr sauerstoffreicher Luft; einige wurden unter normalen Lichtverhältnissen gezogen, andere verdunkelt. Erstere zeigten sofort ein sehr rapides Wachstum gegenüber den letzteren. Der Milchsaft war in beiden Fällen wässerig geworden, so dafs ein Unterschied nicht sicher festzustellen war, die Stärkekörner traten darin in geringerer Zahl auf und zeigten die oben geschilderten Lösungserscheinungen. — Besonderes Gewicht legt Schullerus auf seine Versuche an einjährigen Euphorbia Lathyris-Pflanzen, von denen er im Dezember einige aus dem Freien in eine Durchschnittstemperatur von 15° brachte. Der Milchsaft, welcher ursprünglich arm an „Plasma" und Stärke war (in den Geweben waren reichlich Reservestoffe gespeichert), wies nach wenigen Tagen, während die Pflanzen zu wachsen begannen, einen hohen Substanzgehalt auf. Die zu gleicher Zeit verdunkelten Pflanzen hielten sich lange Zeit lebensfrisch, wuchsen jedoch wenig; erst nach zwei Monaten traten Absterbeerscheinungen ein, worauf die Untersuchung vorgenommen wurde. „Die Wurzeln waren bis auf einzelne Spitzen trocken und in diesen fand sich wohl noch etwas Milchsaft, aber nie Stärke und Fett. In den Milchröhren des Stengels war oft Stärke vereinzelt mit wenig oder gar keinem Plasma und im Vegetationskegel sowie in den jüngsten Blättern Plasma ohne Stärke vorhanden" (a. a. O. pag. 70). Das Ergebnis seiner Versuche, von denen hier nur die wichtigsten mitgeteilt werden konnten, fafst Verfasser dahin zusammen, „dafs der Milchsaft in den genannten Pflanzen, also besonders in Euphorbia Lathyris[1]) verbraucht wurde, mithin auch hier, und zwar nach seinem ganzen Inhalte, inklusive der Gerbsäure, als plastischer Stoff gelten mufs.

Es sind mehrere Punkte, welche mir Veranlassung gegeben haben, einige der angeführten Versuche zu wiederholen, resp. die Richtigkeit der Schullerus'schen Ansicht auf anderem Wege zu prüfen. Vor allem scheinen mir die Schlufsfolgerungen des Verfassers bei weitem nicht mit der Notwendigkeit aus den gewonnenen Versuchsergebnissen hervorzugehen, als dafs jede andere Interpretation ausgeschlossen oder wenigstens ganz unwahrscheinlich wäre. Verschiedene Umstände, die bei der Behandlung der aufgeworfenen Frage entschiedene Berücksichtigung verdienen, wurden sogar völlig unbe-

1) Im übrigen wurden noch Euphorbia palustris, orientalis, Pityusa und Myrsinitis verwendet.

achtet gelassen. In erster Linie ist das die Möglichkeit, dafs die Abnahme der nährenden Bestandteile des Milchsaftes auch in deren Verwendung in den Milchröhren selbst, sei es zur Plasma- oder Membranbildung oder zur Regeneration des Saftes, ihren Grund haben kann.[1]) Zweitens ist zu beachten, dafs in den Dunkelkulturen durch das gesteigerte Wachstum der Keimlinge das Volumen der Milchröhren ganz beträchtlich (nach meinen Messungen oft nach Verbrauch des Endosperms um das Drei- bis Vierfache) vergröfsert wird. Unterbleibt dann von dem Augenblicke an, in dem das Endosperm erschöpft ist, eine ergiebige Neubildung von Milchsaft — was bei Ausschlufs der Assimilation und der dadurch herbeigeführten gesteigerten Ansprüche an die Gewebereserven sehr wohl möglich ist —, so mufs sich der vorhandene auf einen viel gröfseren Raum verteilen, und da sich infolge der vorhandenen osmotisch wirksamen Substanzen[2]) die Milchröhren immer bis zu einer gewissen Turgorgrenze mit Wasser füllen werden, so ist leicht einzusehen, dafs beim Anzapfen der Milchsaft eine sehr dünnflüssige Beschaffenheit haben kann, ohne dafs die absolute Menge seiner in Lösung und Emulsion befindlichen Bestandteile sich vermehrt zu haben braucht. Ein dritter Punkt, auf den ich hier hinweisen mufs, ist der, dafs in den Milchröhren wie in allen lebenden Zellen eine Eiweifszersetzung und Atmung stattfindet. Ist die Kohlensäureassimilation ausgeschlossen, so wird der durch die Atmung bedingte Verlust an Kohlehydraten nicht wieder von aufsen ersetzt werden können. Selbst in dem gedachten Falle, dafs die Milchröhren während der Versuchszeit keine Volumzunahme durch Wachstum und von aufsen keine Stoffzufuhr erführen, könnte also allein aus diesem Grunde ein Substanzverlust ihres Inhalts eintreten. Allerdings wird die quantitative Beeinflussung des Milchsaftes durch die Atmung im allgemeinen nur gering sein, doch wird man sie bei Versuchen mit hungernden Keimlingen, die sich auf sechs Wochen bis zwei Monate erstrecken (vgl. Schullerus a. a. O. pag. 70), nicht ohne weiteres vernachlässigen können. Schliefslich mufs ich noch erwähnen, dafs auch bei den Euphorbien die weifse Färbung des Milchsaftes in erster Linie von den darin suspendierten Kautschukkügelchen herrührt. Wenn daher Schullerus diese Erschei-

1) Auf diesen Punkt werde ich unten pag. 159 ff. ausführlicher zu sprechen kommen.

2) Ich bestimmte den Turgordruck des Milchsaftes verschiedener, kräftig gewachsener Euphorbien nach der von de Vries (Pringsh. Jahrb. XIV. 1884) angegebenen plasmolytischen Methode zu 9—12 Atmosphären, je nach den verschiedenen Arten.

nung ohne weiteres auf einen absoluten Verlust an Nährstoffen (die an die umgebenden Gewebe abgegeben werden sollen) zurückführt, so lassen sich dagegen neben den eben hervorgehobenen Bedenken noch die pag. 141 im Anschlufs an die Faivre'schen Versuche geltend gemachten anführen.

Die Annahme, dafs der Milchsaft ein Bildungssaft ist oder als Reservematerial fungiert, hat somit meines Erachtens nur dann Berechtigung, wenn das Experiment bei voller Berücksichtigung der eben charakterisierten Einwände entschiedene Belege dafür beizubringen imstande ist. Der grofsen Schwierigkeit, in dieser Richtung einwandfreie Versuche anzustellen, die sich namentlich aus der Unmöglichkeit, genau quantitativ zu arbeiten, ergibt, bin ich mir sehr wohl bewufst und kann es nicht als meine Aufgabe betrachten, eine endgültige Entscheidung zu liefern. Die von mir gewonnenen Ergebnisse mögen nur deshalb hier Platz finden, weil vielleicht eins oder das andere geeignet erscheint, auf diese vielumstrittene Frage einiges Licht zu werfen.

Im Dezember säte ich Samen von Euphorbia Lathyris, calendulacea und heterophylla in Blumentöpfe, die mit gewöhnlicher Gartenerde gefüllt waren und sich im Gewächshause bei einer Temperatur von 13—15° befanden. Die eine Hälfte wurde verdunkelt, die andere möglichst günstigen Lichtverhältnissen ausgesetzt. Nach 3—5 Tagen begann die Keimung. Zunächst überzeugte ich mich davon, dafs der Milchsaft in der ersten Entwicklungsperiode, während die Pflanzen ihr Nährmaterial aus dem Endosperm schöpfen, in den Pflanzen der Dunkelkulturen dieselbe Beschaffenheit hatte als in den unter normalen Verhältnissen wachsenden. Ebenso konnte ich bestätigen, dafs nach Verbrauch des Endosperms ein kurzer Stillstand in der Entwicklung eintritt, währenddessen der Milchsaft relativ dünnflüssig ist. Sein Stärkegehalt, auf den ich hauptsächlich mein Augenmerk richtete, war in beiden Fällen ein sehr beträchtlicher. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nahmen nun die verdunkelten Pflanzen kolossal an Länge zu, während die normalen relativ langsam weiterwuchsen. Die Vergleichung gleichgrofser Exemplare wurde daher bald unmöglich. In einer Aussaat vom 30. Dezember hatten z. B. erstere am 20. Januar, einige Tage nach Verbrauch des Endosperms, die Länge von durchschnittlich 37 cm erreicht, letztere waren 15 cm kürzer. Aus dem Stengel beider Pflanzen flofs reichlich Milchsaft aus, allerdings aus der etiolierten nicht ganz so viel als aus der normalen, auch war er etwas dünnflüssiger. Der Stärkegehalt war in beiden Fällen ein äufserst reicher, auch in der Form der

Körner liefs sich kein Unterschied feststellen: regelmäfsig rechteckige und an den Enden etwas zugespitzte Körner waren im Milchsaft beider Pflanzen ungefähr in gleichem Mengenverhältnis enthalten.

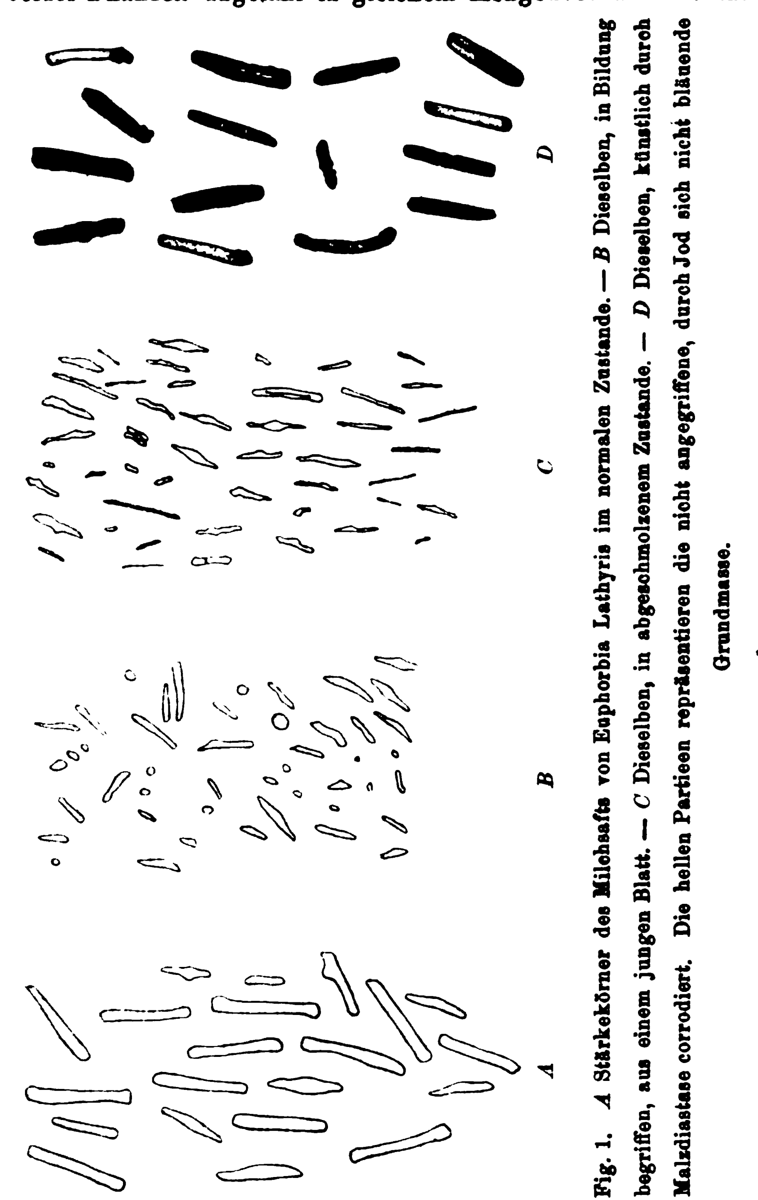


Fig. 1. *A* Stärkekörner des Milchsafts von Euphorbia Lathyris im normalen Zustande. — *B* Dieselben, in Bildung begriffen, aus einem jungen Blatt. — *C* Dieselben, in abgeschmolzenem Zustande. — *D* Dieselben, künstlich durch Malzdiastase corrodiert. Die hellen Partieen repräsentieren die nicht angegriffene, durch Jod sich nicht bläuende Grundmasse.

Um über die ernährungsphysiologische Bedeutung eventuell etwas aussagen zu können, kontrollierte ich regelmäfsig auch den Stärke-

gehalt in den anderen Geweben der Pflanze, was von Schullerus nur in sehr unzureichender Weise geschehen ist. Es zeigte sich, dafs der Stengel der etiolierten Pflanze mit Ausnahme des obersten, am stärksten wachsenden Teils vollkommen stärkefrei war; in den Keimblättern waren hie und da in der Umgebung des Mittelnervs einige Stärkekörner zu sehen. Die Trommer'sche Zuckerreaktion fiel für beide Organe negativ aus. Die andere Pflanze enthielt im Stengelgewebe etwas Stärke, die Keimblätter waren davon frei; Zucker war gleichfalls nicht vorhanden. Es kam das jedenfalls daher, dafs die Untersuchung bei trübem Wetter, am Morgen, vorgenommen wurde, die Pflanze also nicht viel assimiliert haben konnte, denn in den anderen Versuchsreihen liefsen sich sehr prägnante Unterschiede im Gehalt an Gewebestärke bei etiolierten und normalen Keimlingen erkennen. Weiter verfolgte ich nun das Verhalten etiolierter Pflanzen bis zu ihrem Untergang. Eine Keimpflanze von Euphorbia Lathyris, die ich danach untersuchte, hatte am 28. Tage nach der Aussaat die Länge von 46 cm erreicht. Der Stengel war unten abgestorben, die Keimblätter an den Spitzen vertrocknet, die oberen und mittleren Stengelpartien waren teilweise noch turgescent. Mit Ausnahme des direkt unter den Keimblättern liegenden Stengelteils, welcher im Leitparenchym etwas Stärke enthielt, der Milchröhren und der Schliefszellen der Spaltöffnungen, war im Stengel kein Stärkekorn zu finden, dagegen waren die Milchröhren sowohl daran als auch an Plasma reich. Der geringen Gewebespannung wegen flofs nur wenig Milchsaft beim Anzapfen aus und ich mufste ihn daher in den Behältern selbst untersuchen. Winzige Stärkekörnchen fanden sich ferner in den sehr schwach entwickelten Blättchen der Plumula. Die Stärkekörner des Milchsafts hatten vielfach eine unregelmäfsige Form und machten den Eindruck, als ob sie an den Rändern etwas abgeschmolzen oder corrodiert[1]) wären.

---

1) Ich mufs hier, auf umstehende Abbildungen verweisend, kurz auf die Corrosionserscheinungen der Milchsaftstärke eingehen, da die Frage für die hier vorliegenden und folgenden Versuche von Wichtigkeit ist. Wenngleich das Nichtgelingen des Diastasenachweises im Milchsaft der Euphorbien zu keinen Folgerungen über deren eventuelles Vorhandensein berechtigt, so glaube ich doch annehmen zu müssen, dafs die beobachteten Abschmelzerscheinungen der Milchsaftstärkekörner nicht durch Diastase hervorgerufen werden. Die künstlich in eine Diastaselösung (bereitet aus 25 g Malzpulver mit 100 ccm Wasser) gebrachte Milchsaftstärke zeigt nämlich Corrosionsbilder, wie sie sich niemals im Milchsaft beobachten liefsen (vgl. Abb.). Wenn Schullerus angibt, bei Einwirkung von Essigsäure oder Diastaselösung ein allmähliches Abschmelzen und Verschwinden (schon nach wenigen Stunden) beobachtet zu haben, so liegt hier ohne Zweifel ein Irrtum

Daneben waren auch viele normale Körner vorhanden, die namentlich in den unteren Stengelpartien an Zahl überwogen. Eine ebenfalls 28 Tage alte, 13,5 cm lange, im Dunkeln kultivierte Keimpflanze von Euphorbia heterophylla, die in allen Teilen abgestorben war, erwies sich mit Ausnahme der kurzen Zone stärksten Wachstums als total stärkefrei bis auf die Milchröhren, in welchen eine beträchtliche Menge meist kleiner, abgeschmolzener Stärkekörner zu sehen waren. Noch andere, ähnliche Versuche an Euphorbia Lathyris führten mich zu demselben Ergebnis. Kurz vor dem völligen Absterben, nachdem einzelne Teile der Pflanze schon sehr schlaff geworden waren und einzutrocknen begannen, liefs die Milchsaftstärke Anzeichen von Corrosion erkennen. Ist sie, was nicht ausgeschlossen, aber auch nicht bewiesen ist, in diesen Fällen tatsächlich für das übrige Gewebe verwendet worden, so ist zu bedenken, dafs ihr Verbrauch mit demjenigen der in den Geweben gespeicherten Stärke durchaus nicht gleichen Schritt hält, sondern dafs sie erst angegriffen wird, nachdem sämtliches Reservematerial, das der Pflanze zur Verarbeitung zu Gebote steht, erschöpft ist.[1]) In der völlig vertrockneten Pflanze lassen sich in den Milchröhren immer noch Stärkekörner in erheblicher Menge nachweisen.

Man wird angesichts dieser Tatsachen schwerlich behaupten können, die Milchröhren seien Behälter plastischer Stoffe und spielten für den Stoffwechsel der Pflanze eine wichtige Rolle; denn wenn das

---

vor. Denn erstens konnte ich nach 12tägiger Einwirkung von Eisessig nicht die geringste Formveränderung der Stärkekörner feststellen, zweitens treten die charakteristischen, durch Diastase hervorgerufenen Corrosionserscheinungen erst nach einigen Tagen auf (bei Zimmertemperatur). Ich möchte nicht unerwähnt lassen, dafs ich bei Einwirkung von Apfelsäure ganz dieselben schmalen, abgeschmolzenen Formen der Stärkekörner erhielt, die ich auch im Milchsaft unter gewissen oben beschriebenen Bedingungen beobachtete. Da nun bekanntlich apfelsaurer Kalk im Milchsaft der Euphorbien reichlich vorhanden ist, so liegt es sehr nahe, das Auftreten dieser Substanz mit der Corrosion der Milchsaftstärke in Zusammenhang zu bringen.

1) Wie erwähnt, verschwindet die Gewebestärke unter diesen Versuchsbedingungen nicht vollständig, sondern es bleibt in der Zone stärksten Wachstums immer eine kleine Menge zurück — ein Verhalten, für das sich übrigens viele Analogien anführen liefsen. Der Grund hierfür liegt vielleicht darin, dafs die Wurzeln dieser etiolierten Pflanzen sich nur schwach entwickeln und meist zuerst Absterbeerscheinungen zeigen. Dadurch wird die Zufuhr von Nitraten, Sulfaten und Phosphaten eine ungenügende, was eine Verhinderung der Eiweifsbildung zur Folge hat, und die abgelagerten Kohlehydrate können somit nicht zu dieser Synthese verwendet werden.

wirklich ihre Hauptfunktion wäre, dann würde nicht einzusehen sein, weshalb ihre Nährsubstanzen erst in den Zeiten der allergröfsten Not, wie sie unter normalen Verhältnissen nicht eintritt, von der Pflanze angegriffen werden.

Dieses sehr resistente Verhalten der Milchsaftstärke demonstrieren noch andere Versuche. Ich entnahm kleine Keimpflanzen von Euphorbia Lathyris und heterophylla, die im Dunkeln gekeimt hatten, der Erde und brachte sie nach sorgfältigem Abspülen in eine Kristallisierschale zwischen feuchtes Fliefspapier, nachdem ich vorher das noch in grofser Menge vorhandene Nährgewebe entfernt hatte. Sie blieben weiter verdunkelt. Andere, gleich grofse Exemplare kultivierte ich zur Kontrolle unter gleichen Bedingungen, beliefs ihnen aber das Endosperm. Dieselbe Versuchsanstellung wurde wiederholt mit Pflanzen, welche bei Licht gekeimt hatten; nur wurden diese auch weiterhin dem Lichte ausgesetzt. Folgende Tabellen mögen zur Veranschaulichung der Versuche dienen.

1. Dunkelkultur mit Keimpflanzen **ohne** Endosperm.

Pflanze	Beginn des Versuchs; Entfernung des Endosperms	Länge der Pflanze am Beginn des Versuchs	Tag der Untersuchung	Länge der Pflanze am Tag der Untersuchung	Längenzunahme der Pflanze während d. Dauer des Versuchs
1. Euph. Lathyris	10. I.	4,8 cm	17. I.	10,3 cm	5,5 cm
2. " "	10. I.	4,1	17. I.	9,7	5,6
3. " "	10. I.	5,7	21. I.	14,8	9,1
4. " "	31. XII.	6,5	12. I.	12,3	5,8
2. Dunkelkultur. Das Nährgewebe wurde **nicht** entfernt.					
5. Euph. Lathyris	10. I.	4,8 cm	17. I.	10,9 cm	6,1 cm
6. " "	10. I.	6,4	17. I.	13,4	7,0
7. " "	10. I.	5,7	21. I.	13,8	8,1
8. " "	2. I.	9,0	12. I.	13,2	4,2
3. Kultur bei normaler Belichtung mit Pflanzen **ohne** Nährgewebe.					
9. E. Lathyris	10. I.	4,3 cm	17. I.	8,5 cm	4,2 cm
10. " "	10. I.	4,0	21. I.	10,5	6,5
11. E. heterophylla	31. XII.	6,3	6. I.	7,6	1,3
4. Kultur bei normaler Belichtung. Das Nährgewebe wurde **nicht** entfernt.					
12. E. Lathyris	10. I.	4,7 cm	17. I.	10,0 cm	5,3 cm
13. E. heterophylla	3. I.	6,1	6. I.	8,0	1,9

Als allgemeines Ergebnis der Versuche liest man zunächst aus den Tabellen ab, dafs, wie ganz natürlich ist, die Pflanzen mit Endosperm in gleicher Zeit durchschnittlich etwas mehr gewachsen waren. Die Untersuchung geschah immer, während die Pflanzen noch lebensfrisch und turgescent waren, nur die Hauptwurzel war zuweilen in ihrem unteren Teile angefault. Das Resultat läfst sich kurz folgendermafsen zusammenfassen: diejenigen Keimpflanzen, deren Nährgewebe entfernt war, belichtete wie verdunkelte, waren mit Ausnahme der Milchröhren, der Schliefszellen, der Spaltöffnungen und der die Krümmung einnehmenden Zone stärksten Wachstums vollkommen stärkefrei; nur in einzelnen Fällen enthielt noch die Endodermis wenige Stärkekörner, in der sich ja bekanntlich ganz allgemein das Reservematerial am längsten erhält. Von den Kulturen II und IV wurden einige Pflanzen nach eben vollendeter Ausbeutung des Endosperms untersucht; der Stärkegehalt des Stengels und der Keimblätter war zwar kein sehr grofser, doch enthielten sowohl Rinde als auch das Mesenchymgewebe der Blätter Stärkekörner in mäfsiger Verteilung. Andere, welche noch vor Verbrauch des Endosperms auf ihren Stärkegehalt geprüft wurden, wiesen einen ganz beträchtlich höheren auf. D e r M i l c h s a f t e n t h i e l t i n a l l e n K u l t u r e n u n g e m e i n v i e l S t ä r k e u n d e s l i e f s s i c h w e d e r i n b e z u g a u f M e n g e n o c h a u f F o r m d e r K ö r n e r e i n U n t e r s c h i e d e r k e n n e n. In seiner sonstigen Beschaffenheit waren ebenfalls keine auffälligen Verschiedenheiten zu konstatieren, nur war die absolute Menge des beim Durchschneiden des Stengels hervorquellenden Saftes bei den Pflanzen, welche während der Versuchsdauer ohne Nährgewebe vegetiert hatten, im allgemeinen etwas geringer und seine Farbe etwas blasser als die des Milchsafts der mit Nährgewebe versehenen Pflanzen, was unter Berücksichtigung der oben erörterten Punkte nicht wundernehmen kann. Das angegebene Verhalten wurde namentlich durch einen Vergleich der Keimpflanzen 11 und 13 sehr gut demonstriert. Bei beiden war der Milchsaft äufserst stärkereich, das übrige Gewebe zeigte dagegen sehr grofse Abweichungen in dieser Hinsicht: Rinde und namentlich Keimblätter von 13 wiesen einen sehr hohen Gehalt an Stärke auf, in 11 war daselbst kein Korn zu finden. Nur die Zone stärksten Wachstums enthielt etwas. Um über die gewonnenen Resultate etwas aussagen zu können, galt es nun noch, die Versuchspflanzen mit solchen zu vergleichen, welche in Topfkulturen teils bei Licht, teils im Dunkeln aufgewachsen waren und dieselbe Gröfse besafsen wie diese. Auch hier liefs sich im

Stärkegehalt des Milchsafts gegenüber den Versuchspflanzen kein Unterschied nachweisen. Sehr bemerkenswert ist endlich noch folgendes: Zugleich mit den zu den Versuchen verwandten Pflanzen hatte ich den Topfkulturen vier andere, ungefähr gleichgrofse entnommen und an ihnen den Stärkegehalt des Milchsafts und der anderen Gewebe untersucht. Zwei davon hatten im Dunkeln gekeimt, die anderen beiden unter normalen Bedingungen. Sie besafsen sämtlich sehr viel Stärke im Rindengewebe, das Gewebe der Keimblätter der unter Lichtabschlufs aufgewachsenen Pflänzchen war daran ärmer als das der anderen. Der Milchsaft war in allen vier Fällen vollkommen gleich beschaffen. Er enthielt nicht übermäfsig viel Stärke, die Körner waren ziemlich klein und unregelmäfsig, was offenbar darauf hindeutete, dafs sie in Entstehung begriffen waren und ihre volle Gröfse noch nicht erreicht hatten (die Corrosionsbilder haben ein ganz anderes Aussehen). Ich verglich nun diesen Milchsaft mit demjenigen, welchen die endospermlosen Keimlinge zur Zeit ihrer Untersuchung, nachdem sie sich also ungefähr um das Doppelte und noch mehr verlängert hatten, enthielten und war sehr überrascht, zu finden, dafs letzterer viel stärkereicher war und durchschnittlich grofse, normal gebaute Körner enthielt. Trotzdem also hier an die in der Pflanze vorhandenen Reservestoffe die denkbar höchsten Ansprüche gestellt worden waren, hatte sich der Stärkegehalt des Milchsafts noch vermehrt.

Schliefslich mufs ich noch folgende Versuche erwähnen. Es war, wie schon bemerkt, bei den angewandten Versuchspflanzen unter den genannten Bedingungen nicht möglich, das Gewebe mit Ausnahme der Milchröhren völlig stärkefrei zu machen. Immer zeigten sich in der Krümmungszone und unmittelbar unter dem Ansatz der Keimblätter noch Stärke. Auch diese Region stärksten Wachstums davon völlig zu befreien, gelang dadurch, dafs ich junge, 2—3 Tage alte, des Endosperms beraubte Keimlinge von Euphorbia Lagascae im Dunkeln bei einer konstanten Temperatur von 25^{0} auf Fliefspapier kultivierte. Die Pflänzchen hielten sich unter diesen Bedingungen lange lebensfrisch. Nach 17 Tagen, nachdem sie sich ungefähr um das Doppelte verlängert hatten, war tatsächlich das Gewebe, ausgenommen die Milchröhren, völlig stärkefrei und trotzdem enthielt der Milchsaft ungemein viel Stärke, so dafs sich in dieser Hinsicht ein Unterschied mit den Vergleichspflanzen, die in derselben Temperatur, aber auf Kosten ihres Endosperms und bei Licht wuchsen, nicht feststellen liefs.

Bisher ist es mir nicht gelungen, die Milchsaftstärke zum Verschwinden zu bringen. Die hungernden Keimpflanzen enthalten bis zu ihrem Tode eine reiche Menge, allerdings beobachtet man dann, wie wir sahen, durchgehends dünnere, etwas abgeschmolzene Körner. Hieraus schliefsen zu wollen, dafs der Milchsaft ein wichtiger Bildungssaft sei, erscheint mir, wie gesagt, aus mehrfach betonten Gründen nichts weniger als berechtigt.

Unter Berücksichtigung all dieser Umstände kann meiner Ansicht nach die Annahme, dafs die Stärke des Milchsaftes dazu da sei, den anderen Geweben zur Nahrung zu dienen, kaum noch Anspruch auf Wahrscheinlichkeit erheben. Ich möchte vielmehr zu der Annahme neigen, dafs sie in den Milchröhren selbst Verwendung findet. Diese Ansicht hält auch de Vries für wahrscheinlich, ohne jedoch Gründe dafür oder dawider geltend zu machen. Treub[1]) kommt zwar bei seinen Versuchen zu anderen Resultaten, ich möchte jedoch ihre absolute Beweiskraft noch nicht als aufser Zweifel stehend betrachten. Er verdunkelte Teile von Keimblättern, des epicotylen und hypocotylen Gliedes von Euphorbia trigona-Keimlingen durch Stanniolbelege drei, in den meisten Fällen sogar vier bis fünf Wochen lang. Die betreffenden Pflanzenteile waren dann natürlich völlig etioliert und stärkefrei; das gilt auch für die Endauszweigungen der Milchröhren, deren Hauptstämme aber im allgemeinen sehr viel Stärkekörner enthielten. In einem Falle zeigten sich in den an die Milchröhren grenzenden (wahrscheinlich dem Leitparenchym angehörigen) Zellen des verdunkelten epicotylen Gliedes Spuren von Stärke. Aus dem System der Milchröhren war sie nie zum Verschwinden zu bringen. Schon die lange Versuchsdauer läfst die Schlufsfolgerung, dafs die Stärke höchst wahrscheinlich den anderen Geweben zur Nahrung dient, etwas zweifelhaft erscheinen. Jedenfalls ist für die Entscheidung der Frage, ob der Milchsaft ein typischer Nährsaft ist oder ob die in ihm enthaltene Stärke in den Milchröhren selbst verwandt wird, durch Treubs Untersuchungen nichts gewonnen. Das gibt Treub auch selbst zu, er bezeichnet jedoch die letztere Möglichkeit aus nicht näher präzisierten Gründen als unwahrscheinlich.

In betreff der Schullerus'schen Versuche mufs ich noch bemerken, dafs auch ich einjährige Pflanzen von Euphorbia Lathyris im Winter auf ihren Milchsaftgehalt geprüft habe. Eine Untersuchung zeigte, dafs Pflanzen, welche mehrere Tage lang im Freien starker

1) M. Treub, Notice sur l'amidon dans les laticifères des Euphorbes. Ann. du jardin de Buitenzorg III, 1883, pag. 37 ff.

Kälte ausgesetzt gewesen waren, nach dem Auftauen in Stamm und Blättern einen substanzreichen, dickflüssigen, weifsen Milchsaft enthielten, der namentlich in den Blättern sehr stärkereich war. Genau dasselbe fand ich bei Pflanzen, die bei Tauwetter untersucht wurden. Allerdings waren in den Blättern die Stärkekörner ziemlich schmal (corrodiert), ich glaube jedoch dafs man dieses Verhalten eher mit dem im Milchsaft herrschenden Substanzreichtum in Zusammenhang bringen kann als mit einer Nährstoffabgabe an die anderen Gewebe. In letzteren war übrigens, wie das ja für viele Pflanzen während der Winterruhe bekannt ist, keine Stärke nachweisbar. Damit ist zugleich gezeigt, dafs sich die Gewebestärke etwas anders verhält als die des Milchsafts. Da sich meine Beobachtungen auf Freilandkulturen beziehen, so dürften sie den natürlichen Verhältnissen näher kommen, als diejenigen von Schullerus, der ausschliefslich Topfkulturen verwandte und von den meinigen abweichende Befunde angibt (vgl. pag. 146). An sich können sie zur Lösung der hier in Betracht kommenden Fragen kaum etwas beitragen; ich habe sie nur angeführt, weil Schullerus dem Verhalten des Milchsafts während des Winters ein gewisses Gewicht beilegt.

Ein Rückblick auf alle bisher mitgeteilten Versuche läfst erkennen, dafs die vielfach vertretene Annahme, der Milchsaft sei ein typischer Nährsaft, sehr unwahrscheinlich ist. Es darf jedoch speziell in bezug auf die zuletzt mitgeteilten Versuche mit Euphorbiakeimlingen nicht übersehen werden, dafs dieselben noch einen Einwand zulassen. Man könnte nämlich annehmen, die grofse Resistenz der Milchsaftstärke existiere nur scheinbar, in Wirklichkeit werde fortwährend Nährmaterial aus den Milchröhren an die umgehenden Gewebe abgegeben, das sich immer wieder von aufsen ersetze. Die Reservestoffe würden also dann unter Vermittlung der Milchröhren wandern, diese die Translokationsbahnen für jene darstellen. Nach Verbrauch der Gewebereserven müfsten dann, was ja tatsächlich der Fall ist, im Milchsaft corrodierte Stärkekörner auftreten. — Dieser Einwand scheint mir durch die schon 1885 von Schimper[1]) angestellten Versuche entkräftet zu sein. Schimper hat zunächst gezeigt, dafs bei mehrtägiger Verdunkelung von gröfseren Euphorbiapflanzen noch lange, nachdem aus den Blättern und Zweigen sämtliche Assimilate abgeleitet sind, der Milchsaft eine unveränderte Stärkemenge aufweist. Eine geringe Abnahme konnte er nur bei Euphorbia Peplus nach

1) Schimper in Bot. Ztg. 1885.

zwölftägiger Verdunkelung, als die Pflanzen schon zu vergilben begannen, feststellen. Ich habe die Schimper'schen Versuche mit Euphorbia Lathyris, heterophylla, calendulacea, cyparissias und helioscopia mehrfach wiederholt und gefunden, dafs bei den drei erstgenannten Arten selbst nach 14-, bei einer grofsen Euphorbia Lathyris-Pflanze sogar nach 22tägiger Verdunkelung, als die Blattspitzen schon zu vertrocknen begannen, keine Unterschiede im Stärkegehalt des Milchsafts zu erkennen waren. Stengel von Euphorbia verrucosa und epithymioides verdunkelte ich selbst so lange, bis die meisten Blätter vergilbt waren und abfielen. Inzwischen waren Seitenknospen zu langen, etiolierten Sprossen ausgetrieben. Eine Untersuchung ergab, dafs sowohl die Blätter dieser letzteren als auch die vergilbten Blätter in den Milchröhren eine reiche Menge normaler Stärkekörner führten, während sich das übrige Gewebe (mit Ausnahme der Schliefszellen der Spaltöffnungen) als stärkefrei erwies. Daraus läfst sich schon auf eine gewisse Unabhängigkeit im Verhalten der Milchsaftstärke gegenüber der Gewebestärke schliefsen.

Nun hat Schimper aber weiterhin nachgewiesen — und dieser Punkt ist für die hier erörterte Frage besonders wichtig —, dafs die Ableitung der Gewebestärke aus den Blättern der Euphorbien in ganz derselben Weise vor sich geht, wie bei anderen nicht milchenden Pflanzen; er hat gezeigt, dafs sich in diesem Falle eine Anreicherung dieser Stärke in den den Milchröhren direkt anliegenden Parenchymzellen, die ein Übertreten derselben von ersteren in letztere wahrscheinlich machen würde, nicht nachweisen läfst. Ich habe seine Versuche wiederholt und kann hier davon absehen, die meinigen mitzuteilen, da sie eine volle Bestätigung der Schimper'schen enthalten. Danach ist nicht zu zweifeln, dafs die Milchröhren der Euphorbien bei der Ableitung der Kohlehydrate keine wesentliche Rolle spielen. Die Annahme also, dafs die Stärke durch Vermittlung der Milchröhren aus den Blättern und, wenn diese erschöpft sind, etwa aus dem Stengel und der Wurzel den jungen, wachsenden Geweben zugeleitet wird, kann danach kaum noch hohen Anspruch auf Wahrscheinlichkeit erheben. Übrigens müfste man, gesetzt, die Verhältnisse lägen so, wie es die eben erwähnte Ansicht will, kurz nach der Verdunkelung in den Milchröhren der Blätter eine Anreicherung von Stärke wahrnehmen können — was keineswegs der Fall ist —, es sei denn, dafs in den Milchröhren eine so schnelle Zirkulation stattfinde, dafs diese Anreicherung sich nicht nachweisen liefse. Aber schon der emulsive Charakter des Milchsafts spricht dafür, dafs

eine derartig schnelle Translocation der Stärke, die mit sehr erheblichen Widerständen zu kämpfen hätte, in den Milchröhren nicht statthaben kann. Dafs dies nun tatsächlich nicht der Fall ist, läfst sich auf experimentellem Wege leicht entscheiden: Zapft man Zweige von Euphorbia Lathyris oder einer anderen Art stark an, so dafs nach nochmaligem Einschneiden unterhalb der verletzten Stelle kein oder nur ganz wenig Milchsaft ausfliefst, während aus entfernt gelegenen Teilen der Pflanze bei dem kleinsten Stiche eine grofse Menge hervorquillt, so kann man beobachten, dafs noch am folgenden Tage in der Nähe der Anzapfung beim Einschneiden der Milchsaft in ganz unvergleichlich geringerer Menge ausfliefst als an vorher nicht angezapften Pflanzenteilen. Für die erneute, gleichmäfsige Verteilung des Milchsafts in der Pflanze hat also die relativ lange Zeit eines Tages nicht genügt. Eine andere Erscheinung mufs man in demselben Sinne deuten: Junge Blätter und Triebe enthalten bekanntlich einen Milchsaft, der sich durch kleine, etwas unregelmäfsig geformte, in Bildung begriffene Stärkekörner[1]) auszeichnet. Dieses Verhalten, das sich auch nicht ändert, wenn man die Pflanze verdunkelt, scheint mir mit der Annahme einer lebhaften Massenbewegung der Stärke in den Milchröhren, die doch eine möglichst gleichmäfsige Verteilung aller Bestandteile zur Folge haben müfste, nicht vereinbar. Zudem ist zu bedenken, dafs ein stark verzweigtes Röhrensystem, dessen Inhalt eine Emulsion ist und dem ein etwa dem Herzen analoges Zentralorgan der Zirkulation fehlt, zur Stoffleitung in einer bestimmten Richtung wenig geeignet erscheint.[2])

Ich glaube demnach nicht, dafs sich der erwähnte Einwand aufrecht erhalten läfst und mufs daher erstens Schimper voll und ganz beistimmen, wenn er annimmt, dafs die Milchröhren der Euphorbien bei der Ableitung der Assimilate nicht in merklicher Weise beteiligt sind. Zweitens haben es aber meine Versuche sehr wahrscheinlich gemacht, dafs die Stärke des Milchsafts der Euphorbien nicht als typischer Reserve- bzw. Nährstoff für die anderen Gewebe der Pflanze

---

1) Ich mufs ausdrücklich darauf aufmerksam machen, dafs es sich hier um junge, nicht um corrodierte Stärkekörner handelt. Die letzteren sind viel länger und schmächtiger gebaut und lassen sich bei einiger Übung mit voller Sicherheit von jenen unterscheiden.

2) Natürlich liegt es mir fern, das Vorhandensein einer Zirkulation des Milchsafts überhaupt, die ja von Schwendener bei Chelidonium direkt beobachtet worden ist, zu bestreiten.



angesehen werden kann. Da nun andere Nährstoffe im Milchsafte der Euphorbien nur in sehr geringer Menge vorhanden sind, so wird man mit einiger Berechtigung den weiteren Schlufs ziehen können, dafs die Leitung oder Speicherung plastischer Stoffe nicht die Hauptfunktion der Milchröhren sein kann, sondern höchstens in geringem Grade in Betracht kommt.

Die anderen milchsaftführenden Pflanzen sind leider wegen des Mangels der Stärke in den Milchröhren weit weniger günstige Versuchsobjekte. Immerhin dürfte aus den pag. 137 und 143 ff. mitgeteilten Versuchen so viel hervorgehen, dafs sich diese Folgerung bis zu einem gewissen Grade schon jetzt verallgemeinern läfst.

Die bisher angeführten Tatsachen haben die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Milchsaftstärke nur in negativem Sinne zu entscheiden vermocht. Man fragt sich unwillkürlich weiter, ob sich nicht positive Belege für eine eventuelle Funktion derselben beibringen lassen. Nach Ausfall der Verdunkelungsversuche mit gröfseren Pflanzen und der Keimlingskulturen bleibt eigentlich nur noch die eine schon angedeutete Möglichkeit, dafs sie nämlich den Milchröhren selbst als Nährmaterial dient. Man könnte vielleicht noch daran denken, dafs die Stärkekörner zur Verrichtung irgend einer mechanischen Funktion da sind, oder dafs ihre Bedeutung darin liegt, im ausgetretenen Milchsaft einen dem Wundverschlufs nützlichen Stoff (etwa Wundgummi) zu bilden. Doch hat sich letztere Annahme durch das Experiment nicht bestätigen lassen und was erstere betrifft, so möchte ich ihr wenig Wahrscheinlichkeit beimessen; mechanische Bedeutung wird man höchstens als nebensächliche Funktion der Stärkekörner des Milchsafts betrachten können.

Um nun zu erfahren, ob die Milchsaftstärke in den Milchröhren selbst verwendet wird, habe ich mehrere grofse Versuchsreihen angestellt. Es sind, wie leicht ersichtlich, hier drei Fälle möglich: Entweder dient die Stärke direkt oder indirekt zur Bildung bzw. Regeneration der im Milchsaft gelösten oder suspendierten organischen Substanzen, oder sie wird zur Neubildung von Plasma und der Membran der Milchröhren beim Wachstum derselben verwandt, oder endlich sie ist zur Wiederersetzung der in den Milchsaftzellen veratmeten Substanz da. Natürlich können ihr mehrere dieser Funktionen zugleich zukommen. Um die etwa stattfindende Verwendung für die Regeneration des Milchsafts zu konstatieren, stellte ich mehrere umfassende Versuche an. Zunächst wurden gröfsere Pflanzen von Euphorbia Lathyris, calendulacea, heterophylla, Peplus und helioscopia

verdunkelt und in Abständen von mehreren Tagen angezapft. Weitere Versuche bezogen sich auf Keimpflanzen von Euphorbia Lagascae und Lathyris. Ich liefs einen Teil der Samen unter normalen Bedingungen, andere im Dunkeln, andere im kohlensäurefreien Luftraume keimen. Ein Teil der etwa acht Tage alten Keimlinge, deren Endosperm erschöpft war, wurde dann durch mehrere Schnitte in die Rinde angezapft, bis nur noch ganz wenig Milchsaft ausflofs. Nach vier bis sechs Tagen, nachdem der Milchsaft sich teilweise regeneriert hatte, wurde das Anzapfen wiederholt, nach acht Tagen nochmals. In anderen Versuchsreihen wurden die Anzapfungen noch öfter vorgenommen. Zur Untersuchung wurde immer der Milchsaft verwandt, welcher durch Einschneiden in möglichster Nähe der ursprünglichen Anzapfung gewonnen war. Es zeigte sich sowohl in den mehrfach wiederholten Versuchen mit älteren Pflanzen als in denen mit Keimlingen, für die dasselbe gilt, dafs der Stärkegehalt im regenerierten Milchsaft der hungernden, zu zwei und öfteren Malen angezapften Versuchspflanzen wohl weit geringer war als der der ersten Anzapfung, dafs aber die Form der Stärkekörner keine Unterschiede im Vergleich zu normalen Pflanzen erkennen liefsen. Es leuchtet leicht ein, dafs bei dieser Versuchsanstellung aus ersterem Umstande sich für die etwaige Verwendung der Stärke zur Neubildung des Milchsafts nichts schliefsen läfst. Dafür kann hier allein die Form der Körner mafsgebend sein und wenn sich herausgestellt hätte, dafs die Stärke des regenerierten Milchsafts stark corrodiert oder sogar verschwunden wäre, so würde in der Tat die Annahme, die Stärke diene der Regeneration des Milchsafts, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit gewinnen. So oft ich jedoch diese Versuche wiederholt habe, niemals konnte ich den Eindruck gewinnen, als seien die Stärkekörner des Milchsafts der zweiten und folgenden Anzapfungen im Vergleich zu denen der ersten Anzapfung oder denen normaler Pflanzen wesentlich in ihrer Form verändert. Die Tatsache, dafs der Milchsaft überhaupt in diesen hungernden Pflanzen regeneriert wird, läfst sich also nur so deuten, dafs die an sich schon recht knappen Nährstoffe der anderen Gewebe das Material hierzu liefern.

Da sich nun eine völlige Funktionslosigkeit der Milchsaftstärke nicht annehmen läfst, so müssen wir die anderen oben charakterisierten Möglichkeiten in Betracht ziehen. Gegen die Annahme, dafs die Milchsaftstärke die bei der Atmung verloren gehenden Substanzen ersetzt, sprechen die schon erwähnten Verdunkelungsversuche. Ich habe sowohl normale als angezapfte Euphorbien acht und mehr Tage

verdunkelt, ohne, wie gesagt, die Milchsaftstärke zum Corrodieren zu bringen. In dieser relativ langen Zeit ist nun sicher der durch Atmung bedingte Substanzverlust ganz erheblich, so dafs man es an der Milchsaftstärke erkennen müfste, wenn sie dazu da wäre, ihn zu kompensieren. Nun kann man allerdings beobachten, dafs an Pflanzen, die mehrere Tage unter Lichtabschlufs oder bei schwacher Beleuchtung konstanten Temperaturen von 25 oder 30° ausgesetzt waren, die Stärkekörner des Milchsaftes eine auffallend schmale Gestalt bekommen. Dies ohne weiteres mit der Tatsache in Zusammenhang zu bringen, dafs infolge der hohen Temperatur die Atmung wesentlich gesteigert wird und damit, da die Assimilation ganz oder teilweise ausgeschlossen ist, ein gröfserer Substanzverlust verbunden ist, und weiter zu schliefsen, dafs die Stärke herangezogen werde, diesen Verlust in den Milchröhren selbst oder in den anderen Geweben zu decken, ist aber durchaus nicht statthaft. Die hohe Temperatur kann noch die verschiedensten anderen Wirkungen haben, die eine Stärkecorrosion im Milchsaft bedingen; sie könnte z. B. einfach das Abschmelzen der Körner begünstigen, indem sie auf das Agens dieses Prozesses als beschleunigender Reiz wirkt, während der gebildete Zucker im Milchsaft gelöst bleibt usw. Von einer Diskussion dieser Tatsache kann hier um so eher abgesehen werden, als es sich um Temperaturbedingungen handelt, die im normalen Leben der Pflanze nie verwirklicht werden. Unter normalen Temperaturverhältnissen, bei Veränderung der Ernährungsbedingungen der Pflanze ist jedenfalls dieses Resultat nicht zu erzielen.

Ob nun endlich die Milchsaftstärke dazu da ist, beim Wachstum der Milchröhren Verwendung zu finden, darüber läfst sich vorläufig ebensowenig etwas Sicheres sagen. Es dürfte nicht leicht sein, in dieser Richtung exakte Versuche anzustellen. Die Einzelligkeit der Euphorbia-Milchröhren, die starke Membran derselben und ihr schnelles Hineinwachsen und Verzweigen in sich anlegenden Organen, ferner die Neubildung der Membran nach Verletzungen, wären vielleicht Momente, die man zugunsten dieser Annahme anführen könnte. In Einklang damit steht auch die Beobachtung Treubs[1]), dafs in stark hungernden Blättern die Milchröhren an den Endauszweigungen weniger oder keine Stärke aufweisen, während die Hauptstämme stärkereich sind. Doch alles das genügt bei weitem nicht, irgendwelche Entscheidung zu treffen. Die Frage nach der Bedeutung der Milchsaftstärke der Euphorbien mufs also noch als eine offene be-

1) Treub a. a. O.

trachtet werden. Ich möchte es nicht unterlassen, auf die vielfachen Analogien hinzuweisen, die die Milchsaftstärke mit der Stärke in den Schliefszellen der Spaltöffnungen in ihrem Verhalten zeigt. Wenn wir einst über deren Bedeutung genauer unterrichtet sein werden, so steht auch zu hoffen, dafs sich für die Erforschung der physiologischen Bedeutung der Milchsaftstärke neue Gesichtspunkte ergeben.

III. Anatomischer Teil.

Die im folgenden kurz mitgeteilten anatomischen Untersuchungen wurden veranlafst durch einige Angaben de Barys, nach welchen, wie schon eingangs bemerkt wurde, eine eigentümliche Correlation zwischen Milchröhren und Siebröhren bestehen soll, in dem Sinne, dafs bei Pflanzen mit stark entwickeltem Milchröhrensystem die Siebröhren an Menge zurücktreten und umgekehrt. Da diese Angaben oft als Beweis für eine ernährungsphysiologische Bedeutung des Milchsafts herangezogen worden sind und man aus den Wiedergaben vielfach den Eindruck gewinnen kann, als handle es sich um ganz allgemein verbreitete Verhältnisse, so erschien es mir geboten, sie einmal genauer nachzuprüfen und umfassendere Untersuchungen in dieser Richtung anzustellen.

Zunächst mögen die Angaben de Barys hier wörtlich wiedergegeben werden. Er sagt:[1] „. . . Bei den übrigen hierher gehörigen Pflanzen sind die Milchröhren immer relativ sehr zahlreich, was besonders in den strauchartigen Stämmen (Sonchus pinnatus, Campanula Vidalii) und in den Wurzeln von Cichoriaceen, Campanulaceen, Papaveraceen auffällt, und in dem Mafse als ihre Zahl zunimmt treten die Siebröhren zurück. In den an Milchröhren sehr reichen Baststrängen von Cichoriaceenwurzeln (Lactuca virosa, Taraxacum) sind nur spärliche, enge Siebröhren vorhanden; im Sekundärbaste der Wurzel von Platycodon grandiflorus fand ich letztere gar nicht, ohne allerdings ihre völlige Abwesenheit behaupten zu wollen. Am schlagendsten tritt jene wechselseitige Vertretung im Baste von Papaveraceenwurzeln hervor; Pap. Rhoeas und Argemone mexicana haben nur sehr vereinzelte Siebröhren neben dem reich entwickelten Milchröhrennetze; bei Chelidonium majus sind jene zahlreicher, wenn auch die Milchröhren vorherrschen; Glaucium luteum hat keine Milchröhen und dafür starke Siebröhrengruppen.“

Um einen Überblick zu gewinnen, habe ich eine grofse Anzahl von Pflanzen aus den verschiedensten Familien untersucht, natürlich

1) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane 1877 pag. 541 ff.

auch aus solchen, deren Angehörige keinen Milchsaft führen. Da über die Topographie des Milchröhrensystems mehrere ausführliche Arbeiten vorliegen,[1]) so kann ich mich hier darauf beschränken nur das mitzuteilen, was zur Kennzeichnung des relativen Mengenverhältnisses von Sieb- und Milchröhren erforderlich ist. Es bedarf ferner wohl keiner Erwähnung, dafs bei weitem nicht alle der untersuchten Pflanzen hier eine Besprechung finden können.

Es wurde ausschliefslich Alkoholmaterial zur Untersuchung verwendet. Zum Nachweis der Callussubstanz in den Siebplatten gebrauchte ich mit sehr gutem Erfolg die von Strasburger[2]) angegebene Corallinsoda. In den Fällen, in denen es sich um Differenzierung der einzelnen Gewebearten resp. Membransubstanzen handelte, leistete das sog. Genfer Reagens (Chodat), ein Gemisch von 1 Teil Chrysoidin und 1 Teil Kongorot auf 100 Teile Wasser, das durch Zusatz von etwas Ammoniak alkalisch gemacht worden ist, gute Dienste.

Am Schlusse dieses Abschnitts wird noch mit wenig Worten auf die von Haberlandt u. a. auf Grund anatomischer Tatsachen angenommene Funktion der Milchröhren als Ableitungsorgane der Assimilate (Vertreter des Leitparenchyms) einzugehen sein.

1. Pflanzen mit ungegliederten Milchröhren.

a) Euphorbiaceen.

Unter den einheimischen Pflanzen sind die Euphorbien diejenigen, welche am stärksten milchen. Demgemäfs besitzen sie ein reich verzweigtes System meist sehr weitlumiger Milchröhren. Das gilt in gleichem Masse für die succulenten Formen wie für die anderen. In der Ausbildung des Siebröhrensystems machen sich dagegen deutliche Verschiedenheiten bemerkbar: es ist bei den Succulenten stark reduziert, was nach Analogie mit den Crassulaceen u. a. zu erwarten ist, bei den nicht fleischigen Formen aber ganz typisch ausgebildet. Auch die Wurzel zeigt in Hinsicht auf die hier zu behandelnde Frage keine Besonderheiten und in der Tat finden sich in der Literatur die Euphorbiaceen nirgends als Beispiele für eine kompensatorische Ausbildung von Sieb- und Milchröhrensystem angeführt. Zur Erläuterung des Gesagten mögen einige spezielle Befunde angeführt werden.

1) Siehe Hanstein, Die Milchsaftgefäfse etc., Berlin 1864; Trécul, Études sur les laticifères (Ann. sc. nat. 5me série Tom. V 1865); ferner die zusammenfassenden Darstellungen in De Bary, Vergl. Anat. pag. 447 ff., und Solereder, Syst. Anat. der Dicot. 1899.

2) Strasburger, Botan. Praktikum 4. Aufl. 1902 pag. 197 und 661.

Euphorbia Lathyris.

Diese „typische" Milchsaftpflanze ist ausgezeichnet durch eine aërenchymatische Ausbildung des Markes und der äufseren Rinde des Stengels. Dementsprechend fehlen daselbst die Milchröhren; sie treten hauptsächlich in der inneren Rindenpartie auf und sind ungemein stark verzweigt, so dafs man auf dem Querschnitt eine grofse Zahl weitlumiger, von dicker Membran begrenzter Röhren trifft. Nichtsdestoweniger ist im Siebröhrensystem nicht die geringste Reduktion erkennbar, vielmehr zeigt das Phloëm eine hohe Ausbildung; bemerkenswert ist auch, dafs die Siebröhren ziemlich weit sind. Die Pfahlwurzel ist stark verholzt, so dafs daselbst kein parenchymatisches Mark auftritt. Die ziemlich breite Rinde enthält eine Menge Milchröhren, die zu einer ringförmigen Zone geordnet sind. Die Siebröhren sind zu Gruppen vereinigt, weit und zahlreich. Von einem Zurücktreten des einen Systems zugunsten des anderen kann man nicht reden.

Euphorbia palustris

ist ebenfalls eine sehr stark milchende Pflanze. Das aërenchymatische Mark des Stengels ist von einem Kreise vieler Gefäfsbündel umgeben, deren Siebteile ungemein viele, zum Teil recht weite Siebröhren enthalten. Dieselben treten auch zwischen den Hauptgefäfsbündeln, aufserhalb vom Cambium in kleinen Gruppen auf, ohne dafs nach innen Gefäfse gebildet sind. Die weitlumigen Milchröhren finden sich im inneren, das Phloëm umgebenden Teile der Rinde, seltener in diesem selbst, ferner im peripheren Mark. Beide Systeme zeigen eine aufserordentlich hohe Ausbildung. Da die Pflanze perennierend ist, so ist die Wurzel sehr reich an Speicherparenchym. Die ziemlich zerstreuten Gefäfse sind die einzigen verholzten Elemente. Im Pericykel treten dann noch kleine Bastfaserbündel auf. Die zu Gruppen geordneten Siebröhren sind weniger zahlreich als im Stengel und lassen sich in bezug auf relative Menge etwa mit denen von Chelidonium maius (Wurzel, s. u.) vergleichen. Ihr Lumen ist weit. Die Milchröhren stehen an Zahl[1]) ebenfalls hinter denen des Stengels zurück, auch an Weite, was nicht zu erwarten wäre, wenn sie als Vertreter der Milchröhren fungierten.

Euphorbia cyparissias.

Der Stengel ist stark verholzt und sklerenchymreich; er zeigt ebenso wie der von E. orientalis die Eigentümlichkeit, dafs er rindenständige Gefäfsbündel besitzt. Das Phloëm bildet um den Holzzylinder eine geschlossene Zone, die reich an Siebröhren verschiedener Weite (meist engen) von verhältnismäfsig dicker Membran ist. Die weitlumigen Milchröhren fehlen im Mark, sie finden sich vornehmlich in der inneren Rinde, seltener im Phloëm. Auch hier läfst sich eine gegenseitige Vertretung nicht erkennen. Die tetrarche Wurzel ist zwar nicht fleischig zu nennen, enthält aber ziemlich viel Speichergewebe. Die Siebröhren sind zahlreich und weit, mit oft stark geneigten Siebplatten. Daneben ist ein in Phloëm und Rinde stark verzweigtes System weiter Milchröhren entwickelt.

Euphorbia calendulacea (einjährig).

Der geschlossene Holzzylinder des Stammes umschliefst ein ziemlich grofses Mark. Die einzelnen Gefäfsbündel sind aufsen von Bastfasergruppen um-

1) Unter „Zahl der Milchröhren" mag bei den Pflanzen mit einzelligen Milchröhren (Euphorbiaceen, Apocynaceen, Asclepiadeen, Moreen) der Kürze halber die Zahl der auf dem Querschnitt getroffenen Röhrenglieder verstanden sein.

geben. Die Milchröhren finden sich in der primären Rinde und im Siebteil, sind nicht sehr weit und nicht sehr zahlreich. Wesentlich anders als der anatomische Bau des Stammes ist derjenige der jungen Zweige. Hier sind die wenigen, den einzelstehenden Gefäfsbündeln angehörigen Gefäfse die einzigen verholzten Zellen; die Bastfasern fehlen vollständig. Dagegen treten die Milchröhren in Rinde und Pericykel in grofser Menge auf; auch die Siebteile zeigen eine sehr reiche Entwicklung; aufser den den Xylemteilen gegenüberliegenden finden sich kleinere, denen nach innen kein Holzteil anliegt. Die Pfahlwurzel besteht der Hauptsache nach aus einem dicken Holzcylinder. Aufserhalb desselben sieht man viele zu Gruppen geordnete, weite Siebröhren. Milchröhren finden sich in der Rinde und im Leptom, sie sind nicht so zahlreich wie bei der folgenden, sonst ähnlich gebauten Pflanze, deren Siebröhren aber in der Wurzel auch an Menge überwiegen.

Euphorbia heterophylla (einjährig).

Der Stamm ist stark verholzt, die Rinde relativ dünn. Die zahlreichen Siebröhren, die zum Teil eine ansehnliche Weite besitzen, sind zu Gruppen vereinigt. In einigen Abständen von einander treten Sclerenchymbündel auf, unter welchen das Siebröhrensystem besonders stark entwickelt ist. Die stark milchende Pflanze hat in der Rinde und im Pericykel viele, weite Milchröhren; im Mark fehlen sie. Die Wurzel gleicht im allgemeinen Bau der der vorigen Pflanze und zeigt die dort erwähnten Verschiedenheiten. Die Siebröhren sind von ansehnlicher Weite und stehen an Zahl hinter denen des Stengels kaum zurück.

Euphorbia Caput Medusae.

Die Äste dieser stark succulenten Pflanze enthalten in der Rinde aufserordentlich viele, weite und dickwandige Milchröhren. Die zu einem Kreise geordneten Gefäfsbündel sind dagegen aufserordentlich schmächtig; das Holz ist ebenso wie das Phloëm stark reduziert, die Siebröhren sind spärlich und eng. Dieses Verhalten darauf zurückzuführen, dafs hier die Funktion der Siebröhren zum Teil von den Milchröhren übernommen würde, wäre absolut unbegründet, denn wir wissen, dafs andere, nicht milchende Succulenten genau dieselbe Rückbildung der Fibrovasalstränge erkennen lassen, die als eine Folge des Baues und der Ernährungsweise dieser Pflanzen zu betrachten ist.

Mercurialis annua.

Diese Pflanze, welche beim Anschneiden keinen Milchsaft austreten läfst, ist ein besonders interessantes Vergleichsobjekt. Die Gefäfsbündel des Stengels sind im Kreise angeordnet, die einzelnen Vasalteile tangential durch Brücken von Holzfasern verbunden. Das Phloëm findet sich nur gegenüber den Holzteilen und enthält viele, mäfsig weite Siebröhren. Die Wurzel besteht innen aus einem völlig verholzten Cylinder, der von einer dünnen, ringförmigen Siebröhrenzone umgeben wird. Sie gleicht im Ban in vielen Punkten derjenigen von Euph. calendulacea und heterophylla, nur dafs die Siebröhren durchgehends enger und nicht so zahlreich sind und sie keinen Milchsaft enthält. Die zu erwartende stärkere Ausbildung der Siebröhren ist also keineswegs nachweisbar.

Ein Vergleich mit der ebenfalls einjährigen Euphorbia Peplus zeigt im Bau des Stammes und der Wurzel eine ganz unverkennbare Ähnlichkeit; das gilt namentlich in bezug auf die quantitative Ausbildung des Siebröhrensystems. Trotzdem enthält die eine Pflanze reichlich Milchsaft, die andere keinen.

Ricinus communis.

Dem im allgemeinen kreisrunden, vielfach eingebuchteten Cambiumring des Blattstiels liegt nach aufsen eine kontinuierliche, schmale Phloëmzone an, die in ihrer ganzen Ausdehnung weite Siebröhren enthält. Im allgemeinen ist das Phloëm nicht stärker ausgebildet als das grofsstämmiger Euphorbien.

b) Apocyneen und Asclepiadeen.

Der grofsen Ähnlichkeit ihres anatomischen Baues wegen mögen diese Familien zusammen besprochen werden. Das allgemeine Resultat der Untersuchung stimmt im allgemeinen mit dem für die Euphorbiaceen gewonnenen überein. Dafs die Siebröhren im allgemeinen reichlich ausgebildet sind, dafür spricht schon das für beide Familien charakteristische Vorkommen bicollateraler Gefäfsbündel. Daneben treten stark verzweigte, häufig sehr voluminöse Milchröhren auf, was sich schon aus dem starken Ausfliefsen des Milchsafts nach Verletzungen vermuten läfst. Wenn de Bary[1]) angibt, dafs bei einigen nicht näher bezeichneten Asclepiadeen sehr enge Siebröhren vorkommen, so ist das nicht so zu verstehen, dafs der Gesamtquerschnitt der Siebröhren (auf den es bei der vorliegenden Frage ankommt) im Vergleich zu dem der Milchröhren bedeutend reduziert sei oder dafs die Siebröhren so spärlich entwickelt wären, dafs sie die ihnen zukommende Funktion nicht in ausreichender Weise erfüllen könnten. Die zahlreichen mir vorliegenden Präparate haben mich vielmehr zu dem übereinstimmenden Ergebnis geführt, dafs eine Kompensation in der Ausbildung von Milch- und Siebröhren nicht zu erkennen ist.

Nerium Oleander.

Der Stamm enthält im Innen- und Aufsenbast sehr viele Siebröhren von ansehnlicher Weite. In beiden Geweberegionen finden sich auch Milchröhren, die aufserdem aufserhalb der Sclerenchymzone in der Rinde und im peripheren Marke in reicher Menge auftreten. Im Blatt begleiten sie die Gefäfsbündel, verzweigen sich nicht im Mesenchym. Beide Systeme, Milchröhren wie Siebröhren, zeigen eine hohe Ausbildung.

Apocynum hypericifolium.

Der dicke, weifse Milchsaft der Pflanze fliefst bei den geringsten Verletzungen des Stengels und der Blätter in grofsen Mengen aus. Demgemäfs treten im Stengel aufserordentlich viele, weitlumige Milchröhren auf, vor allem im extraxylären Phloëm, also innerhalb des dicken Bastfaserrings, aber auch in den Bastfasergruppen selbst finden sich Milchröhren eingestreut. Aufsen davon sind nur wenige, die dann meist dem Sclerenchym anliegen. Ferner sind sie in der Markperipherie und im inneren Leptom in gröfserer Menge zu sehen. Trotz dieser enormen Ausbildung der Milchröhren enthält das innere und äufsere Phloëm sehr

1) a. a. O. pag. 180.

viele, weite Siebröhren, welche, nach Analogie mit anderen, nicht milchenden Pflanzen von ähnlichem Habitus zu schliefsen, der Stoffleitung bei weitem Genüge zu leisten imstande sind.

Rhazya orientalis.

Das intraxyläre Phloëm des Stengels ist stärker ausgebildet als das äufsere und enthält folglich mehr Siebröhren. Aufserhalb des starken Bastrings und im Mark sind keine Milchröhren nachzuweisen; sie sind durchschnittlich ziemlich dünn. Eine bevorzugte Entwicklung des einen Systems auf Kosten des anderen läfst sich aber auch hier nicht erkennen. — Die Wurzel ist durch das Auftreten von interxylärem Phloëm neben extra- und intraxylärem charakterisiert. Überall finden sich weite Siebröhren, dagegen treten die hier weitlumigen Milchröhren nur innen und aufsen vom Holzkörper auf, wenigstens habe ich sie im interxylären Leptom nicht nachweisen können. Sie sind den Siebröhren gegenüber in der Minderzahl. Wenn es sich nachweisen liefse, dafs sie bei dieser Pflanze durch die Siebröhren funktionell entlastet werden, so würde also der anatomische Befund für diesen speziellen Fall nicht dagegen sprechen.

Vinca major.

Der äufsere Siebteil ist im Stengel ungefähr ebenso stark wie der innere entwickelt. Es finden sich viele, in Anbetracht des dünnen Stengels ziemlich weite Siebröhren. Die Milchröhren sind eng und fehlen in Mark und Rinde; im Phloëm finden sich dagegen sehr viele, so dafs von gegenseitigem Ersatz der Milch- und Siebröhren nicht gesprochen werden kann.

Asclepias tuberosa.

Im Aufsen- und Innenleptom des Stengels treten Gruppen relativ weiter Siebröhren mit schmalen Geleitzellen auf. Das Lumen der Milchröhren, die aufserhalb der extraxylären Bastbündel und im Innenmark fehlen, sonst aber zahlreich sind, ist ebenfalls beträchtlich. — Die Wurzel ist sehr parenchymreich; die Mitte wird von einem verhältnismäfsig dünnen Centralcylinder gebildet. Zwischen Endodermis und Holzkörper liegt ein dünner Gewebering, welcher ziemlich viele Sieb- und Milchröhren (letztere im Phloëm und Pericykel) enthält. Eine gegenseitige Vertretung von Milch- und Siebröhren lassen die anatomischen Verhältnisse bei dieser Pflanze, sowie bei der ganz ähnlich gebauten Asclepias syriaca nicht erkennen.

Cynanchum nigrum

unterscheidet sich von den vorigen Pflanzen namentlich durch den mehr wässerigen, in geringerer Menge ausfliefsenden Saft. Die Siebröhren sind in Innen- und Aufsenphloëm reichlich vorhanden, die Milchröhren in Rinde und Mark nicht nachweisbar. Die Pflanze zeigt keine Besonderheiten, welche sie mit Rücksicht auf die hier zu behandelnde Frage interessant erscheinen liefsen. Sieb- und Milchröhrensystem weisen ungefähr die gleiche Ausbildung auf.

Hoya carnosa.

Die Pflanze ist bekanntlich succulent und zeigt infolgedessen im Gefäfsbündelsystem eine Reduktion. Jedoch ist zu berücksichtigen, dafs sie Schlingpflanze ist und dieser Faktor der Rückbildung im Stengel entgegenstrebt, so dafs dieselbe hier in nicht so ausgeprägtem Mafse zutage tritt, wie es im allgemeinen für die Succulenten typisch ist. Wir finden aufsen spärlichere Siebbündel als

innen. Sie stellen Gruppen dar, welche den Eindruck machen, als seien sie aus einer oder wenigen Parenchymzellen durch Teilung hervorgegangen. Im Innenbast finden sich etwas dickere Stränge. Im Durchschnitt sind die Siebröhren schmal. Auch die Milchröhren zeichnen sich nicht durch besondere Weite aus, sind aber zahlreich und treten sowohl als Begleiter der Siebröhrenbündel als auch einzeln im Mark und innerhalb des der primären Rinde angehörigen Steinzellenrings auf. Auch im Blatt finden sie sich in Begleitung der Gefäfsbündel, aufserdem verzweigen sie sich im Mesenchym. Auf eine ernährungsphysiologische Bedeutung derselben läfst sich aus dem anatomischen Befund nicht schliefsen.

Ceropegia Sandersoni

zeigt mit Hoya im Habitus viele Ähnlichkeiten, doch ist namentlich im Blatt der Succulententypus ausgeprägter. Der Blattstiel enthält in der Mitte in Kreisform angeordnet die bicollateralen Gefäfsbündel, die ein schmächtiges Aussehen haben. Als Begleiter derselben und im Parenchym verzweigt treten die Milchröhren auf, deren Gesamtquerschnitt den der Siebröhren überwiegt. Aus eben erwähntem Grunde wird man jedoch dieser Tatsache kein weiteres Gewicht beizulegen haben.

Conchophyllum sp.

Der Stengel enthält im Innen- und Aufsenleptom sehr viele, zu Gruppen vereinigte, mittelweite Siebröhren. Im Mark, Bast und in der Rinde findet sich ein reichverzweigtes System weiter Milchröhren. Dafs diese teilweise die Funktion der Milchröhren übernahmen ist, nach dem anatomischen Bau zu urteilen, höchst unwahrscheinlich.

c) Moraceen.

Brosimum Alicastrum.

Die Milchröhren sind in der Rinde des Stengels mächtig entwickelt, ungleich weitlumiger als die Siebröhren. Letztere sind ziemlich eng, aber zahlreich, so dafs man von einer Reduktion des Phloëms nicht reden kann. Letzteres gilt namentlich auch für den Mittelnerven der Blätter, der eine ringförmige Gefäfsbündelzone besitzt, in deren parenchymatischem Inneren sich auch ein starkes Gefäfsbündel befindet. Beide enthalten viel Phloëm, die Milchröhren sind aber daneben ebenfalls sehr reich entwickelt. Wenn also auch bei dieser Pflanze im Stengel ein Mifsverhältnis zu konstatieren ist zwischen Milch- und Siebröhren, so mufs doch andererseits hervorgehoben werden, dafs das Phloëm durchaus nicht abnorm rückgebildet erscheint. Die reiche Produktion von Milchsaft liefse vielleicht trotzdem eine Beteiligung desselben an der Ernährung der Pflanze annehmen (man denke an den relativ hohen Zuckergehalt des Milchsafts von dem nahe verwandten Brosimum Galactodendron), hierüber kann aber natürlich nur das Experiment entscheiden.

Morus alba.

Die seitlich von Markstrahlen begrenzten Phloëmteile des Stammes enthalten zahlreiche Siebröhren mit den charakteristischen, grob durchbrochenen[1]) Siebplatten. Die Milchröhren verzweigen sich im Bast und sekundären Rindengewebe, nicht in dem schwach entwickelten Mark. Der Stamm ist stark verholzt und sehr reich an mechanischem Gewebe; aufser den in mehreren Reihen geord-

1) Dieses etwas abweichende Verhalten ist wohl der Grund, weshalb Faivre bei Morus keine Siebröhren gefunden hat.

neten Bastfaserbündeln findet sich ein rindenständiger Sclereidenring. Einen ganz ähnlichen Bau weist der Stamm von Maclura aurantiaca auf. Man kann hier ebensowenig wie bei Morus ein Zurücktreten der Milchröhren gegenüber den Siebröhren oder umgekehrt feststellen.

2. Pflanzen mit gegliederten Milchröhren.

a) Campanulaceen.

Die Campanulaceen gehören, wie wir sahen, zu den von de Bary als Beispiel für das Vorkommen der gegenseitigen Vertretung von Milch- und Siebröhren zitierten Familien. Er gibt dieses Verhalten jedoch nur für die Wurzeln an, ohne die Anatomie der Stengel zu erwähnen. Diese bietet auch in der Tat gar keine Anhaltspunkte für obigen Satz. Aber auch für die Wurzeln läfst er sich, wie wir sehen werden, nicht verallgemeinern. Von den untersuchten Pflanzen seien folgende hier kurz besprochen:

Wahlenbergia Roylei.

Stengel: Die Bastzone bildet um den Holzkörper einen geschlossenen Ring, der aufsen von der Stärkescheide umgeben wird. Die Milchgefäfse haben hier eine etwas andere Anordnung als bei den unten zu besprechenden Campanula-Arten, indem sie im Phloëm verteilt sind, sie nähern sich jedoch dem allgemeinen Typus dadurch, dafs im centralwärts gelegenen Leptom mehr vorkommen als weiter aufsen. Isolierte Milchröhren in Mark und Rinde kommen ebensowenig wie bei den anderen Campanulaceen vor. Die Siebröhren sind hoch entwickelt, aufserordentlich weit und lang. Auch die Milchgefäfse sind reich ausgebildet; an Zahl stehen sie hinter den Siebröhren ein wenig zurück, doch legt dies Verhältnis keineswegs eine teilweise Vertretung der Milchröhren durch die Siebröhren nahe. Die Wurzel ist aufserordentlich reich an Parenchym und dient der perennierenden Pflanze, deren oberirdische Teile im Winter vertrocknen, als Speichergewebe. Ihre Hauptstämme erreichen eine sehr beträchtliche Dicke. In dem grofsen, intracambialen Teil des Centralcylinders liegen die relativ wenigen Gefäfse, in radialer Richtung gestreckte Gruppen bildend. Aufsen davon findet man, im Parenchym gelagert, Komplexe von breiten Sieb- und Milchröhren, die in konzentrischen Kreisen geordnet sind. Im Gegensatz zum Stengel überwiegen hier die Milchröhren an Zahl, doch macht das Siebröhrensystem durchaus keinen reduzierten Eindruck und ist in Anbetracht der parenchymatischen Natur der Wurzel[1]) ganz normal.

Platycodon grandiflorus.

Das ringförmige Leptom des Stengels ist von einem dicken Ring mechanischen Gewebes umgeben, die sehr zahlreichen Siebröhren sind darin ungefähr gleichmäfsig verteilt, während die Milchröhren fast nur in der dem Holze zugekehrten Hälfte des Phloëms vorkommen. Die Milchröhren sind weit, etwas weniger zahlreich als die Siebröhren. Dieses Verhältnis kehrt sich in der Wurzel um. De Bary gibt sogar an, im sekundären Baste daselbst gar keine Siebröhren

1) Vgl. hierüber die allgemeinen Bemerkungen auf pag. 179.

gefunden zu haben. Bei genauer Prüfung findet man jedoch nicht weit vom Cambium entfernt kleine Bündel, die aus Siebröhren und Geleitzellen bestehen. Auf dem Längsschnitt zeigen sich erstere als breite, nicht sehr lange Zellen, deren Siebplatten (wenigstens in den mir vorliegenden Präparaten, welche teils im Mai, teils im August eingelegten Pflanzen entstammen) keine Callussubstanz enthalten und sich infolgedessen mit den gewöhnlichen Reagentien nicht färben. Die Milchröhren sind aufserhalb des Cambiumrings sehr zahlreich, namentlich in Begleitung der Siebröhrenbündel. Sie übertreffen, wie gesagt, die Siebröhren an Menge. Ehe man hieraus weitere Konsequenzen zieht, wird man jedoch den sehr stark parenchymatischen Bau der fleischigen, als Speicherorgan funktionierenden Wurzel berücksichtigen müssen.[1])

Campanula sarmatica.

Im Stengel kommen neben den normalen viele markständige Gefäfsbündel vor. In beiden finden sich viele Siebröhren mit meist schräg gestellter Platte, daneben, als Begleiter derselben, eine grofse Zahl durch seitliche Kommunikationen verbundener Milchröhren. In Mark- und Rindenparenchym fehlen sie, was mit wenigen Ausnahmen ein den Campanulaceen eigentümliches Verhalten ist. Da die Siebröhren ziemlich lang und im Aufsenbast ungleichmäfsig verteilt sind, so kann man auf Längsschnitten leicht den Eindruck gewinnen, als seien nur wenige vorhanden. Es sind jedoch beide Systeme, Milchröhren sowohl wie Siebröhren, üppig entwickelt, so dafs schwer zu sagen ist, welches überwiegt. Die an langzelligem Parenchym reiche, dicke Wurzel besitzt ein nur spärlich ausgebildetes Siebröhrensystem. Auch der Holzteil der Gefäfsbündel ist nur schwach entwickelt. Dasselbe gilt für die Milchröhren, was besonders hervorgehoben zu werden verdient.

Campanula glomerata.

Im Stengel treten aufser den normalen nur wenige, kleine Gefäfsbündel im peripheren Mark auf. Das Phloëm ist durch meist kleine Gruppen von Siebröhren gekennzeichnet. Die Milchröhren bilden ein Netzwerk. Beide Systeme kommen sich, was die quantitative Entwicklung betrifft, ungefähr gleich, sie sind nicht sehr üppig ausgebildet. Die Wurzel enthält einen grofszelligen Markcylinder, der von spärlichen Xylemteilen umgeben wird. Letztere sind im Parenchym eingelagert. Nach aufsen, durch das Cambium von ihnen getrennt, liegt die Bastzone, welche breite Siebröhren enthält. Die Milchröhren sind im sekundären Baste und der sekundären Rinde verbreitet und übertreffen an Zahl die Siebröhren.

Campanula pyramidalis.

Von dieser Pflanze untersuchte ich nur die Wurzel, die gleichfalls einen stark fleischigen Charakter hat und äufserst reduzierte Gefäfsbündel besitzt. Im Centrum finden sich einige zerstreute Gefäfse, von da gehen mehrere, vielfach von Parenchym durchbrochener, aus einer bis wenigen Reihen von Gefäfsen gebildete radiale Strahlen aus. In dem aufserhalb des Cambiums befindlichen Parenchym finden sich anastomosierende Milchröhren, deren Zahl dem für die Campanulaceenwurzeln giltigen Durchschnittswerte etwa gleichkommt. Auf dem Querschnittsbild sieht man, den Gefäfsteilen nach aufsen anliegend, Zellgruppen, welche das Aussehen von dünnen Siebröhren mit Geleitzellen haben. Es gelang mir leider

---

1) S. hierüber ebenfalls pag. 179 u. 180.

nicht, diese auf dem Längsschnitt mit voller Sicherheit zu erkennen, wenngleich ich auch nicht zweifle, dafs sie als solche anzusprechen sind. Dies ist der einzige Fall, in dem ich das Vorhandensein von Siebröhren nicht mit Bestimmtheit behaupten kann. Nun läfst schon die starke Reduktion des Holzteils eine schwächere Ausbildung des Phloëms erwarten. Aufserdem ist der stark fleischige Bau der Wurzel in Betracht zu ziehen, der, wie wir sehen werden, häufig eine Reduktion der Siebröhren zur Folge hat, beides Momente, die neben den physiologischen Tatsachen zu erwägen sind, ehe man die Milchröhren, die übrigens durchaus nicht eine besonders üppige Entwicklung aufweisen, als Vertreter der Siebröhren ansieht.

Im Anschlufs an diese Pflanze möchte ich noch eine Bemerkung einschalten, die zwar mit der hier behandelten Frage nicht in direkter Beziehung steht, aber für später zu besprechende Tatsachen von einiger Wichtigkeit ist. Man sieht in nebenstehender Figur 2 einen Teil des Wurzelinneren in dem Querschnitt dargestellt, der vier isolierte Netzgefäfse enthält. Das sonst gleichmäfsige, grofszellige Parenchym hat auffälligerweise in der Umgebung dieser Gefäfse eine ganz andere Gestalt angenommen, die Streckungsrichtung der Zellen steht hier senkrecht auf der des Gefäfses. Man fragt sich unwillkürlich, ob man dieses Verhalten in demselben Sinne zu deuten hat wie gewisse bekannte, zuerst von Haberlandt für die Leitungsbahnen der Assimilate beschriebene Verhältnisse. Nun ist zwar bekannt, dafs die Gefäfse vielfach Zucker usw., oft sogar in beträchtlicher Menge in Lösung enthalten, der jedenfalls auf diesem Wege translociert wird (Blutungssaft), doch weifs man das bisher nur von Holzpflanzen.[1]) Ich möchte deshalb kaum annehmen, dafs diese Zellanordnung mit der Zuleitung organischer Substanzen zu den Gefäfsen in Zusammenhang zu bringen ist, glaube vielmehr, dafs man richtiger geht, wenn man entwicklungsmechanischen Momenten die Veranlassung zu ihrer Bildung zuschreibt. Angeführt wurde dieser Fall hier nur, um zu zeigen, wie vorsichtig man mit der physiologischen Deutung anatomischer Befunde sein mufs, und dafs man, wenn sich gezeigt hat, dafs sich gewisse physiologische Funktionen im anatomischen Bau zu erkennen geben, keinesfalls ohne weitere Prüfung der Tatsachen berechtigt ist, umgekehrt aus dem anatomischen Bau auf die Funktion zu schliefsen.

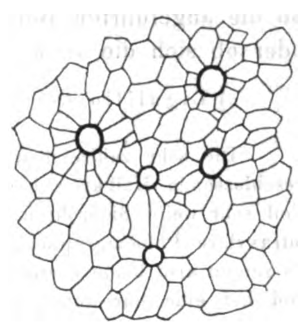


Fig. 2. Einzelstehende Gefäfse im Innern der Wurzel von Campanula pyramidalis. (Vergr. 50. Zeichenapp.)

b) Kompositen.

Diese Familie ist für die vorstehende Untersuchung besonders wichtig, weil Milchröhren nur der Gruppe der Cichoriaceen zukommen. Wir werden somit die Ausbildung des Siebteils bei den Pflanzen

---

1) Die Zellstreckung auf die Leitung von Wasser zurückzuführen, dafür gibt es weder in anatomischer Hinsicht Analogien, noch ist es vom physiologischen Standpunkt aus wahrscheinlich.

dieser Unterfamilie mit derjenigen der die Milchsaftgefäſse entbehrenden Tubulifloren vergleichen können. Die Anatomie der Kompositen ist schon mehrfach genauer untersucht,[1]) jedoch meist ohne Berücksichtigung der hier in Betracht kommenden Frage. Auch betreffen diese Untersuchungen meist nur den Stengel, so daſs wir, was übrigens auch für viele andere Familien gilt, über den Bau der Wurzel viel weniger genau unterrichtet sind. De Bary gibt für die an Milchröhren reichen Baststränge der Wurzeln von Lactuca virosa und Taraxacum officinale das Vorhandensein von spärlichen, engen Siebröhren an. Wir werden zu prüfen haben, ob man hier tatsächlich eine Vertretung im anatomisch-physiologischen Sinne annehmen muſs, ferner ob die angeführten Beispiele einen allgemeinen Typus repräsentieren oder ob sich die verwandten Pflanzen anders verhalten.

α) Ligulifloren.

Lactuca Scariola.

Die sehr zahlreichen Milchröhren des Stengels umgeben in einem fest geschlossenen Halbkreis die äuſseren Phloëmbündel. Diese enthalten viele zum Teil sehr weite Siebröhren. Den Gefäſsbündeln gegenüber, nach innen, liegen intraxyläre Phloëmgruppen, gleichfalls weite Sieb- und Milchröhren enthaltend. Es zeigen also beide Systeme eine üppige Entfaltung. — Die Wurzel ist holzig und hat eine nur dünne Rinde. Der Holzkörper reicht bis in die Mitte des Centralcylinders, so daſs kein parenchymatisches Mark vorhanden ist. Es finden sich ebenfalls viele weite Siebröhren und zahlreiche stark anastomosierende Milchröhren. Die letzteren liegen zwischen Endodermis und Bastzone. Für eine Vertretung der Siebröhren durch Milchsaftgefäſse und umgekehrt kann der anatomische Befund keine Anhaltspunkte geben.

Lactuca virosa.

Der Blattstiel dieser Pflanze hat die für die Cichoriaceen charakteristische Ausbildung: im Parenchym liegen zahlreiche Fibrovasalstränge von etwa ovalem Querschnitt. An der der Blattunterfläche entsprechenden Seite liegt das Leptom in Gestalt einer halben Kreisfläche, von einem halbmondförmigen Collenchymstrang umschlossen. Auf diesen folgt nach auſsen das System der Milchsaftgefäſse, welche als geschlossenes Band etwa $^2/_3$ bis $^3/_4$ vom Umfang des Fibrovasalstrangs einnehmen. Nur der Holzkörper wird nicht von Milchröhren umgeben, doch findet sich an dessen Auſsenseite, ähnlich wie beim Leptom, ein schwacher Collenchymstrang. Daneben kommen noch kleinere Bündel vor, die entweder nur aus Milch- und Siebröhren bestehen oder ganz wenige Gefäſse mit etwas mechanischem Gewebe enthalten. Die Siebröhren sind zwar nicht breit, aber sehr zahlreich; ihr Gesamtquerschnitt ist etwas gröſser als der des im übrigen sehr hoch entwickelten Milchröhrensystems. Der durch dünne Markstrahlen unterbrochene solide Holzkörper des Stengels hat am Auſsenrand Einbuchtungen, in welchen die Leptomstränge liegen. Auſserdem kommen markständige Baststränge vor, welche so angeordnet

1) S. besonders Vuillemin, Tige des Composées. Thèse (Nancy). Paris 1884.

sind, dafs man den Eindruck von bicollateralen Gefäfsbündeln gewinnt. Im Pericykel ist ein Ring mächtiger weiter Milchröhren; dieselben kommen im Bast selbst nur vereinzelt vor und sind dort viel englumiger. Von letzterer Art finden sich auch welche in den intraxylären Phloëmteilen, meist centralwärts an der Markgrenze gelegen. Die Siebröhren sind zwar dünn, aber zahlreich. Schon die Tatsache, dafs hier trotz des reich entwickelten Milchröhrennetzes eine Überproduktion von Siebröhren im Mark stattgefunden hat, weist darauf hin, dafs beide Organe sich in ihrer Funktion nicht ersetzen können. — Was endlich die Wurzel anbetrifft, so enthält sie einen dünnen Markcylinder und ist bedeutend reicher an Parenchym als die von Lactuca Scariola. Die schmalen, radial gestreckten Xylembündel sind in grofszelligem Parenchym eingelagert, dessen Masse die der Holzelemente bei weitem übertrifft. Auch die sekundäre Rinde ist bedeutend breiter als bei voriger Art. Die Phloëmteile bilden vom Cambium ausgehende, in das Parenchym ragende Gewebekomplexe, welche reich an weiten Siebröhren sind. Die Milchröhren, welche sich nur aufserhalb des Cambiums finden (wie bei allen untersuchten Cichoriaceenwurzeln), treten entweder im Leptom als Begleiter der Siebröhren auf oder einzeln bezw. zu Gruppen vereinigt in der Rinde. Sie kommunizieren durch viele Queranastomosen. Ich habe nicht die Überzeugung gewinnen können, dafs die Milchröhren hier, wie es de Bary angibt, die Siebröhren teilweise vertreten sollen. Zwar sind die Siebröhren nicht in übermäfsiger Menge vorhanden, sie sind aber keineswegs spärlich und eng. Anderseits zeigen die Milchröhren im Vergleich zu anderen Cichoriaceenwurzeln durchaus keine abnorm hohe Entwicklung.

Cichorium Intybus.

Der Stengel ist ähnlich wie der der beiden eben beschriebenen Pflanzen gebaut; die Phloëmteile, welche auf dem Querschnitt die Form einer halben Kreisfläche haben, ragen in Einbuchtungen der Holzkörper hinein und sind aufsen zunächst von mechanischem Gewebe umgeben, dessen periphere Grenze von der Schutzscheide durch eine einschichtige Zahl Milchröhren getrennt ist. Diese bilden somit einen, von aufsen gesehen, konvexen Halbkreis, der sich bis ans Cambium erstreckt und an seinen Enden meist durch eine kleine Gruppe von Milchröhren abgeschlossen wird. Aufserdem kommen kleine von Milchröhren begleitete Siebbündel vor, die nicht in den Holzkörper hineinragen. Im Phloëm selbst sind nur wenige Milchröhren. Ein Zurücktreten der Siebröhren gegenüber den Milchröhren liegt hier nicht vor. — Die Wurzel ist stark parenchymatisch und zeigt in ihrem Bau manche Ähnlichkeiten mit der von Taraxacum officinale, die unten zu besprechen sein wird; doch ist das Verhältnis mehr zugunsten der Siebröhren verschoben, die auch breiter sind. Man kann stark im Zweifel sein, ob man Milch- oder Siebröhren als die vorherrschenden Elemente betrachten soll. Jedenfalls wird man diesen Fall für die physiologische Hypothese nicht ins Feld führen können.

Cichorium Endivia.

Der parenchymreiche Centralcylinder des Stengels enthält Gefäfsbündel von verschiedener Gröfse mit durchgehends schwach entwickeltem Holzteil. Sie sind innen und aufsen von Collenchym umgeben. Die Siebröhren sind reich entwickelt, von mittlerer Weite. Die Milchröhren umgeben wie gewöhnlich die Gefäfsbündel aufsen. — In der Wurzel bilden die Xylemteile einen geschlossenen Cylinder, der arm an grofszelligem Parenchym, dagegen sehr stark verholzt ist. In das aufserhalb des Cambiums gelegene parenchymatische Gewebe sind viele

große, radial gestreckte Zellgruppen eingelagert. Die Siebröhren, durchschnittlich ebenso weit wie die Milchröhren, finden sich vorwiegend in den centralwärts gelegenen Gruppen, während nach der Peripherie zu die Milchröhren überwiegen, bzw. die Siebröhren fehlen. Weder der anatomische Bau der Wurzel noch der des Stengels dieser Pflanze berechtigen dazu, anzunehmen, daſs die Milch- und Siebröhren als Organe gleicher Funktion sich gegenseitig vertreten.

Taraxacum officinale.

Der Blattstiel zeigt die bei Lactuca virosa beschriebene Struktur. Milch- und Siebröhren sind hier reich entwickelt. — Die mehrfach untersuchte Wurzel[1]) sowie das bei etwas älteren Pflanzen ganz ähnlich gebaute Rhizom zeichnet sich bekanntlich durch ihren Parenchymreichtum, die spärliche Entwicklung der Gefäſse und vor allem die ringförmigen Zonen von Milch- und Siebröhren aus. Erstere überwiegen an Zahl; sie haben ungefähr dieselbe Weite wie die Siebröhren. Da diese nun in mehreren Kreiszonen verteilt sind, so scheint ihre Ausbildung sehr dürftig zu sein, während ihre absolute Menge nicht so gering ist als man auf den ersten Blick vermutet. Jedenfalls zwingen die anatomischen Tatsachen nicht zu der Annahme, die Siebröhren seien für die nötige Leitung plastischer Stoffe unzureichend entwickelt und ihre Funktion müsse zum Teil von den Milchröhren verrichtet werden. Unter Berücksichtigung der fleischigen Konstitution der Wurzel und des Rhizoms wird man für eine solche Annahme mindestens den streng physiologischen Beweis fordern müssen.

Mulgedium macrophyllum.

Es kam nur der Blattstiel zur Untersuchung, der den typischen, für Lactuca virosa beschriebenen Bau zeigt. Er demonstriert in typischer Weise eine sehr kräftige Ausbildung beider in Frage kommenden Gewebeelemente.

Scolymus maculatus.

Der Stengel hat den beschriebenen, charakteristischen Bau (vgl. Lactuca virosa); im Mark finden sich kleine Phloëmteile, die Milch- und Siebröhren führen. Die Siebröhren sind sehr weitlumig und zahlreich; dasselbe gilt für die Milchsaftgefäſse. Die Wurzel ist zwar reich an Parenchym, aber durchaus nicht in dem Sinne fleischig wie die von Taraxacum oder Cichorium. Sie enthält sehr viele und weite Siebröhren, daneben ist das Milchröhrensystem auſserordentlich mächtig entwickelt. Die Milchröhren treten in der Regel in Begleitung der Siebröhrengruppen auf. Gegenüber den starken Bastbündeln ist die Endodermis verdoppelt und bildet einen Harzkanal, was mit Bezug auf die im Abschnitt IV zu besprechenden anatomischen Tatsachen schon hier erwähnt sein mag.

Hieracium tomentosum.

Im Stengel treten starke Siebröhrenkomplexe in den Ausbuchtungen des Holzkörpers auf, auſsen von mechanischem Gewebe umgeben. Zwischen den Hauptgefäſsbündeln finden sich noch kleinere Bastbündel. Die Milchröhren bilden einen lockeren Ring, innerhalb der Schutzscheide; vereinzelt treten sie auch im Phloëm auf. Die Siebröhren sind nicht sehr weit, aber zahlreich, somit beide Systeme ausgiebig entwickelt. Die Wurzel enthält einen dünnen Markcylinder

1) Vgl. die Abbildungen bei Hanstein a. a. O. und in Tschirch-Oesterle, Anatom. Atlas 1900 Taf. 83.

und ein an Gefäfsen reiches Xylem. Sie ist nicht fleischig. Die Milchröhren finden sich im Pericykel, Phloëm und in der Rinde. Die zahlreichen Siebröhren sind zu Gruppen vereinigt. Für eine eventuelle physiologische Vertretung beider läfst sich aus dem anatomischen Befund nichts entnehmen.

β) Tubulifloren.

Als allgemeines Kriterium der untersuchten Pflanzen führe ich das Fehlen markständiger Gefäfsbündel an, die bekanntlich bei den Tubulifloren weitaus seltener sind als bei den Cichoriaceen.

Melampodium rhomboideum.

Der Stengel ähnelt in seinem Bau sehr dem von Hieracium tomentosum, doch ist der Holzteil schwächer. Das Phloëm zeigt im Vergleich zu Hieracium und der ebenfalls milchsaftführenden Tolpis barbata, die eine ganz ähnliche Achsenstruktur besitzt, keine Reduktion. Die Wurzel ist stark verholzt; nach aufsen vom Cambium finden sich kleine, radial gestreckte Gruppen von Siebröhren mit Geleitzellen. Die Siebröhren sind nicht sehr breit und treten in viel geringerer Quantität als im Stengel auf.

Ageratium conyzoides.

Der Stengel enthält ein grofszelliges Mark, ist aber ziemlich stark verholzt. Das Xylem hat an der peripheren Fläche Ausbuchtungen, in denen die auf dem Querschnitt langgestreckten, schmalen Bastteile, von Sclerenchym umgeben, liegen. Die Siebröhren haben nicht ganz dieselbe Weite wie die der vorigen Pflanze. Sie sind beispielsweise auch viel schmäler und weniger zahlreich als die von Scolymus maculatus und Cichorium Endivia. Die Wurzel ist holzig. Die zu Gruppen vereinigten Siebröhren sind hier ziemlich weit, ihr Gesamtquerschnitt jedoch viel kleiner als der im Stengel. Im Vergleich zu ähnlich gebauten Cichoriaceenwurzeln (Lactuca Scariola) zeigt die Pflanze keine besonders starke Ausbildung der Siebröhren.

Microlonchus tenellus.

Der Stengel ist nach dem allgemeinen Typus gebaut. Die Einbuchtungen sind tiefer als bei voriger Pflanze. Die Siebröhren sind zahlreich und weiter als die der beiden eben beschriebenen Pflanzen. Sie erreichen fast die Weite derjenigen von Scolymus maculatus (milchsaftreiche Liguliflore). Die Wurzel ist auch bei dieser Pflanze stark verholzt. Desgleichen zeigt sich hier die allgemein verbreitete Erscheinung, dafs die Siebröhren an Zahl denen des Stengels nachstehen. Sie erreichen auch nicht dieselbe Weite. Im Bau gleicht diese Wurzel sehr der von Hieracium tomentosum, ohne dafs bei letzterer Pflanze eine schwächere Ausbildung der Siebröhren hervorträte.

Centaurea axillaris.

Die Achsenstruktur des Stengels zeigt keine auffälligen Besonderheiten. Das mechanische Gewebe ist stark entwickelt. Die Siebröhren sind zahlreich und von mittlerer Weite (im Durchschnitt etwas schmäler als die von Lactuca Scariola); sie gleichen an Menge, auch an Durchmesser ungefähr denen von Cichorium Intybus. Die Wurzel ist sehr holzarm. Sie besteht der Hauptsache nach aus einem eigentümlichen Parenchymgewebe, dessen Zellen sich durch ganz ungleichmäfsige Wandverdickungen auszeichnen. Gegenüber den einzelnen, schwachen

Holzbündeln tritt ein spärliches, seitlich von je einem Harzgang umgebenes Phloëm auf. Im ganzen enthält die Wurzel sehr wenige, enge Siebröhren, die im Bastteil in Längsreihen geordnet sind. Die von de Bary als Beispiel für sehr reduziertes Siebröhrensystem angegebene Lactuca virosa, die gleichfalls eine parenchymreiche Wurzel besitzt, übertrifft diese Pflanze an Menge und Gesamtquerschnitt der Siebröhren bei weitem.

c) Papaveraceen.

Diese Familie bietet ein besonderes Interesse, weil sie nach de Bary die gegenseitige Vertretung von Milch- und Siebröhren am schlagendsten demonstrieren soll. Ich bespreche sie deshalb hier an letzter Stelle.

Papaver strictum.

Der Stengel enthält viele, starke Gefäfsbündel. Im grofsen Siebteil treten mehrere, oft viele Milchröhren auf, welche an Weite den Siebröhren ungefähr gleichkommen oder sie übertreffen, an Zahl hinter ihnen zurückstehen. Beide Systeme zeigen eine hohe Entwicklung. Die Wurzel ist, wie die der meisten Papaverarten, sehr parenchymreich. Die weiten und relativ kurzen Siebröhren sind mit ihren Geleitzellen zu kleinen Gruppen vereinigt, welche von Milchröhren begleitet sind. Die mehr nach der Peripherie gelegenen Gruppen sind an den oft dicken Callosewülsten der Siebplatten kenntlich. Was die Menge der Siebröhren betrifft, so nimmt die Pflanze eine Mittelstellung zwischen den beiden gleich zu besprechenden Extremen, Papaver bracteatum und Rhoeas, ein. Die Milchröhren der Wurzel sind zahlreich; abgesehen von denen, welche die Siebröhren begleiten, finden sie sich aufserhalb der Bastregion zu kleinen Gruppen vereinigt. Im ganzen herrschen wohl die Milchröhren vor, doch sind auch die Siebröhren aufserordentlich zahlreich. Jedenfalls bietet der anatomische Befund für die Annahme eines gegenseitigen funktionellen Ersatzes keine Stütze.

Papaver bracteatum.

Der Stamm enthält viele, aufsen von mechanischem Gewebe umgebene Gefäfsbündel. Die zahlreichen Milchröhren sind im Phloëm verteilt; daneben tritt ein üppig entwickeltes Siebröhrensystem auf. Die Wurzel zeichnet sich wie bei voriger Pflanze durch Parenchymreichtum aus. In dem stärkereichen Speichergewebe liegen Bündel von weiten Siebröhren mit grofsen Geleitzellen. Erstere hatten an den von mir untersuchten, im August eingelegten Pflanzen vielfach dicke Calluswülste. Sie treten in grofser Menge auf. Nichtsdestoweniger ist das Milchröhrensystem reich ausgebildet, namentlich findet man in der äufseren Rinde viele Gruppen von anastomosierenden Milchsaftgefäfsen. Weiter innen schliefsen sie sich den Siebröhrenbündeln an.

Papaver Rhoeas.

Die Gefäfsbündel des Blütenstiels sind aufsen von Collenchym umgeben. Jedes derselben enthält zwar nicht viele, aber sehr weitlumige Milchröhren als Begleiter der Siebröhren. Diese sind zwar enger als die Milchröhren, ihr Durchmesser ist aber trotzdem relativ grofs und sie sind zahlreich. Die einzelnen Siebröhren sind sehr lang, so dafs man auf dem Längsschnitt relativ wenig Siebplatten zu sehen bekommt. Von einer gegenseitigen Vertretung beider Elemente ist nichts zu sehn. Die an Speichergewebe aufserordentlich reiche Wurzel wird

von de Bary als Beispiel für das Vorkommen einer spärlichen Ausbildung der Siebröhren zugunsten des reich entwickelten Milchröhrennetzes angeführt. Es läfst sich nicht bestreiten, dafs gegenüber den beiden vorerwähnten Arten bei dieser die Siebröhren an Menge bedeutend zurücktreten, doch würde es den Tatsachen nicht ganz entsprechen, ihr Vorkommen als „sehr vereinzelt" zu bezeichnen. Man findet nämlich ebenso in dem an das Holz aufsen angrenzenden Parenchym Zellgruppen, welche sich auf dem Längsschnitt als typische weite Siebröhren mit Geleitzellen zu erkennen geben, nur sind diese Gruppen nicht so grofs und zahlreich als bei den beiden vorigen Pflanzen. Besonders hervorzuheben ist nun, dafs die Milchröhren keineswegs eine reichere Ausbildung erfahren als bei Papaver bracteatum und strictum und infolgedessen der Schlufs, es träten in den Papaveraceenwurzeln die Siebröhren da zurück, wo das Milchröhrensystem üppiger entfaltet sei und umgekehrt, keine allgemeine Giltigkeit haben kann.

Papaver nudicaule.

Der ziemlich dünne Blütenstiel dieser Pflanze, der allein zur Untersuchung vorlag, enthält viele Gefäfsbündel mit stark entwickeltem Siebteil, in welchem die ziemlich schmalen Milchröhren eingelagert sind. Die Siebröhren sind langgestreckt, etwas schmäler, aber zahlreicher als die Milchröhren.

Argemone mexicana.

Der Stengel ist reich an Gefäfsbündeln. Deren stark entwickeltes Leptom enthält sehr viele, äufserst weite Siebröhren. Die Milchröhren sind im Bastteil unregelmäfsig verteilt, ebenfalls weitlumig. Beide Organsysteme sind hoch ausgebildet, von gegenseitiger Vertretung ist nichts zu sehen. Die Wurzel steht in bezug auf Ausbildung des Siebteils nach de Bary mit Papaver Rhoeas auf einer Stufe. Wenngleich im einzelnen Verschiedenheiten bestehen, so ist jedenfalls nicht zu verkennen, dafs sie im ganzen wenige, zu kleinen Gruppen geordnete Siebröhren enthält und in dieser Hinsicht Papaver Rhoeas sogar noch nachsteht. Auf dem Längsschnitt sieht man, dafs diese weite Siebplatten haben und durchschnittlich länger sind als die der Papaverarten. Die Milchröhren sind, wie das bei den Papaveraceenwurzeln verbreitet ist, zu Gruppen geordnet. Obgleich sie ziemlich reich entwickelt sind, so ist doch sehr bemerkenswert, dafs sie sowohl bei Papaver Rhoeas als auch bei dem an Siebröhren sehr reichen Papaver bracteatum in weit gröfserer Menge auftreten, sowohl in relativem wie in absolutem Sinne. Es scheint mir sonach nicht berechtigt zu sein, aus dem rein anatomischen Befund eine Schlufsfolgerung über die physiologische Funktion der Milchröhren abzuleiten. Dafür bietet auch die Achsenstruktur von

Bocconia microcarpa

keine Stütze. Die schnell wachsende, überaus kräftig entwickelte Pflanze macht eine ausgiebige Ernährung aller ihrer oberirdischen Teile notwendig. Dementsprechend finden wir im Phloëm des Stengels eine grofse Menge ungemein weiter und langer Siebröhren mit schmalen Geleitzellen. Die sehr zahlreichen, im Kreis geordneten Gefäfsbündel liegen nahe beieinander und sind nur durch enge Parenchymbrücken getrennt. Neben sehr kräftigen Strängen mit stark entwickeltem Holzteil finden sich alle Übergänge zu ganz schwachen, bei denen das Xylem reduziert ist, Gefäfse zum Teil gar nicht zur Ausbildung kommen. Das Phloëm ist jedoch immer reich entwickelt, dem Habitus der Pflanze entsprechend findet

eine Überproduktion von Siebröhren statt. Trotzdem tritt ein aufserordentlich mächtiges Milchröhrensystem auf, sowohl innen als aufsen die Gefäfsbündel umgebend. Der Siebteil selbst ist frei von Milchröhren. Soweit Analogieschlüsse Geltung beanspruchen können, mufs man hier angesichts der sehr reichen Ausbildung des Leptoms annehmen, dafs die Siebröhren vollauf genügen, die an die Leitung der plastischen Stoffe gestellten Anforderungen zu erfüllen. Jedenfalls machen die anatomischen Tatsachen die Annahme, dafs die Milchröhren daran beteiligt sind, nicht wahrscheinlich. Die kräftige Entwicklung letzterer läfst auch den umgekehrten Schlufs nicht zu. Die Wurzel ist nicht so reich an Milchröhren wie der Stengel. Sie enthält kleine Gruppen weiter Siebröhren. Da die oberirdischen Teile im Herbst absterben nnd vorher die plastischen Stoffe nach den Wurzeln leiten, so sind diese reich an Speichergewebe. Die Verteilung der Siebröhren ist etwa dieselbe wie bei Papaver Rhoeas, Milchröhren finden sich jedoch weniger.

Chelidonium majus.

Neben den grofsen, an Siebröhren reichen, von Milchsaftgefäfsen innen und aufsen umgebenen Gefäfsbündeln (im Bast selbst treten nur vereinzelte Milchröhren auf) des Blattstiels finden sich kleine Baststränge, aus Sieb- und Milchröhren bestehend. Der Stengel zeigt in dieser Hinsicht denselben Bau. Die Siebröhren sind ziemlich lang und treten auch hier in sehr grofser Menge auf. Korrelative Beziehnngen in der Ausbildung beider Organsysteme lassen sich nicht erkennen. Die Wurzel ist sehr reich an Speichergewebe. Das System bildet keinen geschlossenen Ring, sondern die einzelnen Gefäfse oder Gefäfsgruppen liegen im Parenchym eingestreut. Es finden sich zahlreiche, kleine Gruppen von Siebröhren, zum Teil von Milchröhren begleitet. Die Milchröhren sind hier weniger zu Gruppen geordnet, sondern finden sich auf dem Querschnitt einzeln oder zu zu wenigen (zu zweien) vereinigt. Was die Menge der vorhandenen Siebröhren betrifft, so läfst sie sich etwa mit der von Papaver Rhoeas vergleichen, die sie nur um weniges übertrifft. Milchröhren finden sich mehr als bei Papaver Rhoeas, während man nach der Theorie der gegenseitigen Vertretung beider Elemente das Umgekehrte vermuten sollte.

Glaucium luteum

gehört bekanntlich zu denjenigen Papaveraceen, die keine Milchröhren besitzen. Der Stengel enthält viele Gefäfsbündel, welche aus keilförmig ins Innere vorspringenden Hadromteilen und stark entwickeltem Leptom zusammengesetzt sind. Die Siebröhren sind sehr weit und lang, von schmalen Geleitzellen begleitet. Man wird nicht fehlgehen, diese hohe Ausbildung aus dem kräftigen Habitus der Pflanze zu erklären, welcher eine reiche Nährstoffzufuhr benötigt. Sie ist mit dem Fehlen der Milchröhren in Zusammenhang zu bringen, scheint mir nach dem Vergleiche mit der an Entwicklung des Leptoms ungleich höher stehenden, sehr stark milchenden Bocconia eine sehr wenig wahrscheinliche Annahme. Übrigens liegen die Verhältnisse keineswegs so, dafs sich auf den ersten Blick das Fehlen der Milchröhren in der reicheren Entfaltung der Siebröhren geltend machte. — Die Wurzel hat an Stelle der Milchröhren weite Sekretschläuche in der Aufsenrinde. Die Siebröhren stehen in Bündeln im Parenchym verteilt und sind von sehr verschiedener Weite. Wie de Bary richtig bemerkt, sind sie hier reicher ausgebildet als bei Papaver Rhoeas und Argemone mexicana. Ehe man aber diese Erscheinung

auf das Fehlen der Milchröhren bei Glaucium zurückführt, wird man auch andere Papaveraceen zum Vergleich heranziehen müssen. So ist z. B. die Wurzel von Papaver bracteatum trotz ihres hohen Milchsaftgehalts viel reicher an Siebröhren als die von Glaucium, so dafs also die Entscheidung der Frage, ob die Milchröhren eine ernährungsphysiologische Funktion besitzen, auch in diesem Falle ausschliefslich vom physiologischen Experiment abhängen kann.

Wenn wir nunmehr die mitgeteilten Tatsachen überblicken, so ergibt sich zunächst für den Stengel der milchsaftführenden Pflanzen als ganz allgemeines Resultat, dafs eine gegenseitige Vertretung von Milch- und Siebröhren in keinem der zahlreichen untersuchten Fälle nachzuweisen ist. Vielmehr läfst eine vergleichende Betrachtung beider Organsysteme keine korrelativen Beziehungen erkennen und ruft den Eindruck hervor, als haben sie sich selbständig, ohne in funktionellen Beziehungen zu stehen, entwickelt. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme gründet sich unter anderem auch auf die Tatsache, dafs viele sehr stark milchende Pflanzen eine Überproduktion von Phloëm zeigen, indem sie entweder bicollaterale (Apocyneen, Asclepiadeen) oder aufser den normalen markständige Gefäfsbündel besitzen (Cichoriaceen, Campanulaceen). Man wird Westermaier[1]) recht geben müssen, wenn er bei den Campanulaceen das Auftreten dieser markständigen Gefäfsbündel mit dem gröfseren Blütenreichtum und der gröfseren Höhe der Pflanzen, die sie besitzen — zwei Umstände, die natürlich eine Zunahme der Eiweifs leitenden Elemente nötig machen —, in Zusammenhang bringt und nicht fehlgehen, denselben Anlafs für die Cichoriaceen anzunehmen. Übrigens ist, was nebenbei erwähnt sei, bemerkenswert, dafs bei den Tubulifloren diese markständigen Gefäfsbündel aufserordentlich selten sind.

Die allgemeine Giltigkeit dieses für den Stengel gewonnenen Ergebnisses läfst sich nun nicht ohne jeden Vorbehalt in gleichem Mafse auf die Wurzeln übertragen. Es gibt nämlich hier, wie wir sahen, vereinzelte Fälle, in denen die Siebröhren bei reich entwickeltem Milchröhrensystem in nur geringer Mengo auftreten. Schon im Verlaufe der Darstellung wurde aber darauf hingewiesen, dafs die Forderung, welche nach der Theorie des physiologischen Ersatzes von Milch- und Siebröhren erfüllt sein müfste, dafs nämlich in den eben erwähnten Fällen die Milchröhren um so mehr an Zahl zunehmen, je mehr die Siebröhren zurücktreten, nicht erfüllt ist. Damit ist schon die Frage nahe gelegt, ob sich die Reduktion des Siebröhrensystems

1) Westermaier, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen. Monatsberichte der Kgl. Akad. d. Wiss., Berlin 1881, pag. 1064 ff.

nicht vielleicht auf andere Umstände zurückführen läfst. Nun sahen wir weiter, dafs die beobachtete Rückbildung ausschliefslich in fleischigen Wurzeln zu beobachten ist (Papaver Rhoeas, Argemone mexicana, Chelidonium majus, Campanula pyramidalis, glomerata, Taraxacum officinale). Diese Tatsache veranlafste mich, daraufhin andere fleischige Wurzeln, die keinen Milchsaft enthalten, zu untersuchen, und es stellte sich in der Tat heraus, dafs diese in sehr vielen Fällen ganz dieselbe Erscheinung zeigen. Besonders deutlich ist dieses Verhalten z. B. in den Wurzeln von Sinapis alba und Cochlearia Armoracia zu erkennen, die ein viel reduzierteres Siebröhrensystem besitzen als beispielsweise Papaver Rhoeas oder Chelidonium. Schon im allgemeinen zeigen ja die Wurzeln eine schwächere Ausbildung der Siebröhren als der Stengel, was jedenfalls in deren geringerer Wachstumsintensität seinen Grund hat; dafs erstere bei fleischigen Wurzeln besonders gering ist, hängt vielleicht mit deren Hauptfunktion als Speichergewebe zusammen. Man könnte sich wenigstens vorstellen, dafs die Ernährungstätigkeit dieser Wurzeln ähnlich der succulenter Pflanzen eine besonders schwache ist und dafs sie infolge des hohen Gehalts an Kohlehydraten, welche ja wahrscheinlich nicht in den Siebröhren, sondern durch das Parenchym geleitet werden[1]) und der stets reichen Zufuhr von Salzen in den Gefäfsen die wenigen zu ihrem Wachstum nötigen Eiweifsstoffe selbst bilden und daher nur geringer Zuleitung derselben aus den oberirdischen Organen bedürfen. Vielleicht genügt aber auch die verlangsamte Ernährungstätigkeit selbst zur Erklärung der Rückbildung der Siebröhren. Vorläufig lassen sich hierüber natürlich nur Vermutungen aussprechen. Ich mufs ferner hervorheben, dafs der Satz, dafs eine spärliche Entwicklung des Siebröhrensystems im allgemeinen bei fleischigen Wurzeln vorkommt, keine Umkehrung zuläfst in dem Sinne, dafs alle fleischigen Wurzeln dieses Verhalten zeigten. Ohne Zweifel spielen hier verschiedene noch unbekannte Faktoren mit, vor allem wohl die Ausbildung der oberirdischen Pflanzenteile. Es wäre erwünscht, die Bedingungen der quantitativen Ausbildung des Siebröhrensystems einmal genauer experimentell zu erforschen, eine Aufgabe, deren Lösung durchaus nicht in das Bereich der Unmöglichkeit gehören dürfte.

Wir sehen also, dafs die Fälle, welche als Beweis für den physiologischen Ersatz von Milch- und Siebröhren angeführt worden sind, mehrere gewichtige Einwände zulassen und daher um so weniger zu

1) Vgl. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie 3. Aufl. 1904 pag. 292 und die Erwiderungen auf die Ausführungen Czapeks pag. 350.

Schlufsfolgerungen berechtigen als wir selbst dann, wenn der anatomische Befund ein Zurücktreten der Siebröhren bei viel reicherer Ausbildung des Milchröhrensystems klar erkennen liefse, nicht das Recht haben würden, die für vereinzelte Fälle wahrscheinlich gemachte Annahme irgendwie zu verallgemeinern.

Infolge der an sich schon geringen Beweiskraft anatomisch-physiologischer Befunde habe ich von zahlenmäfsigen Angaben abgesehen, was mir um so mehr gerechtfertigt erschien, als wir nur dann allenfalls aus anatomischen Tatsachen Schlüsse auf physiologische Funktionen ziehen können, wenn die Fälle ganz prägnant sind und ohne weiteres in die Augen springen.

Es erübrigt nun noch, auf die von Haberlandt[1]) ausgesprochene Ansicht, nach welcher die Milchröhren das Leitparenchym funktionell entlasten, zurückzukommen. Dafs ihr eine allgemeinere Bedeutung zukommt, erscheint mir aus mehreren Gründen höchst unwahrscheinlich. Denn daraus, dafs die Endäste der Milchröhren im Blatte einiger Euphorbiaceen u. a. milchsaftführender Pflanzen zum Assimilationsgewebe in nahe Beziehungen treten, kann man mit einiger Wahrscheinlichkeit zunächst nur folgern, dafs sie mit diesen Zellen in engem Stoffverkehr stehen. Über Art und Richtung dieses Verkehrs können rein anatomische Befunde keinen Aufschlufs geben und selbst wenn sich zeigen sollte — was ja, wie oben (pag. 157) näher dargelegt wurde, tatsächlich nicht der Fall ist —, dafs die an die Milchröhren angrenzenden Zellen für gewöhnlich oder unter gewissen Bedingungen auffallend reich an Nährmaterial sind, so wäre damit für die Entscheidung der Frage, ob dieses Material aus den Milchröhren stammt oder zur Einwanderung in diese und zur Bildung von Milchsaft bestimmt ist,[2]) nichts gewonnen. Die hier allein mögliche experimentelle Untersuchungsmethode hat vielmehr, wie wir im physiologischen Teil dieser Arbeit sahen, gezeigt, dafs der Annahme einer Leitung der Kohlehydrate durch die Milchröhren ernste Bedenken entgegenstehen. Deshalb will es auch nicht viel heifsen, wenn die Zahl der Fälle, in denen sich die Milchröhren im Mesenchymgewebe des Blattes verzweigen, durch neuere Untersuchungen (Pirotta und Marcatili a. a. O.) vermehrt worden ist. Eine Nachprüfung der anatomischen Verhältnisse führte mich zur Bestätigung der Schimper-

1) Zur physiol. Anatomie der Milchröhren. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. 87. Bd., 1883.

2) Diesen Punkt läfst auch Gaucher (a. a. O.) völlig unberücksichtigt. Seine Schlufsfolgerungen entbehren folglich eine hinreichende Begründung.

schen Befunde, wonach die von Haberlandt abgebildeten Lagebeziehungen zwischen Blattgewebe und Milchröhrenästen höchst selten auftreten und nur in besonders günstigen Fällen, nach langem Suchen zu sehen sind. So habe ich eine grofse Zahl Blattquerschnitte von Euphorbia Myrsinites, die das erwähnte Verhalten ganz besonders deutlich zeigen soll, eingehend geprüft, ohne auch nur ein einziges, den Haberlandt'schen Abbildungen ähnliches Bild zu Gesicht zu bekommen. Und selbst wenn die Verhältnisse ganz allgemein so lägen, wie sie von Haberlandt u. a. für Spezialfälle beschrieben worden sind, so könnte man daraus mit demselben Rechte schliefsen, dafs sich die Milchröhren zur Produktion ihres eigenen Saftes besonders reich in den assimilierenden Organen verzweigen, als man eine Beteiligung derselben an der Ableitung der Kohlehydrate folgern kann.

Die bei ganz wenigen Pflanzen konstatierte Rückbildung des Leitparenchyms bei stark entwickelten Milchröhren[1]), welche ich sonst nirgends beobachten konnte, scheint mir gleichfalls nicht zu allgemeinen Schlüssen über die Funktion des Milchsafts zu berechtigen, zumal da Schimper, wie wir sahen, bei den Euphorbien ein abweichendes Verhalten in der Ableitung der Kohlehydrate nicht beobachten konnte. Schon bei Besprechung der eigentümlichen Zellgestaltung in der Wurzel von Campanula pyramidalis wurde ja betont, wie vorsichtig man in der Deutung rein anatomischer Tatsachen sein mufs und im Verlaufe dieser Darstellung hat sich mehrfach gezeigt, dafs eben der einzige Weg, sich über die Funktion eines Organes Klarheit zu verschaffen, der des physiologischen Experiments ist und dafs man mit Analogieschlüssen gerade auf dem Gebiete der physiologischen Anatomie ganz besonders vorsichtig sein mufs.

IV. Ökologischer Teil.

Nachdem die physiologischen Untersuchungen zu dem Ergebnis geführt haben, dafs die Funktion der Milchröhren als Leitungsorgane von Nährstoffen oder Reservestoffbehältern in den bisher geprüften Fällen keineswegs bewiesen, ja nicht einmal wahrscheinlich ist, liegt es nahe, zu untersuchen, inwieweit die Durchführung ökologischer Gesichtspunkte zum Ziele führt und nach Möglichkeit auch hier das Experiment zu Hilfe zu nehmen. Bei vorurteilsfreier Betrachtung der Tatsachen wird man nicht umhin können, zuzugeben, dafs der aufserordentlich hohe Gehalt des Milchsafts an Stoffen, die für den auf-

1) Haberlandt führt dafür zwei, Gaucher aufserdem drei Fälle (alles Euphorbia-Arten) an.

bauenden Stoffwechsel bedeutungslos sind, nur auf biologischem Wege eine plausible Erklärung[1]) finden kann. So sehr die Darwin'schen Anschauungen Gemeingut der Systematiker geworden sind, so wenig haben sie sich bis jetzt in der allgemeinen Botanik Eingang zu verschaffen gewufst. Gerade die Milchröhren sind ein drastisches Beispiel dafür, wie man bei dem Versuche, die Bedeutung eines Organes oder Organsystems zu erklären, fast ausschliefslich die physiologische Seite berücksichtigt und die biologische Betrachtungsweise höchstens ganz nebenbei gelten läfst.

In der Einleitung wurde schon hervorgehoben, dafs die Milchsäfte nach de Vries' Meinung dem Wundschutze dienen.[2]) De Vries selbst hat seine Vermutungen nicht durch nähere Untersuchungen gestützt, sie mufsten daher so lange eine unbewiesene Hypothese bleiben, als positive Belege, die zu ihren Gunsten sprechen, fehlten. Nun hat tatsächlich Tschirch[3]) für einzelne Umbelliferen (Dorema-Arten, Ferula ovina), die milchsaftführende Sekretbehälter besitzen, gezeigt, dafs hier Verwundungen durch die im Milchsaft in grofser Menge enthaltenen gummi- und harzähnlichen Substanzen schnell und dicht verschlossen werden und dafs die Pflanzen keinen Wundkork bilden. Dehmel[4]) hat diese Versuche mit anderen Pflanzen wiederholt; allerdings erstrecken sie sich nur auf zwei Objekte. Er fand, dafs dann, wenn die Wunde von eintrocknendem Milchsaft dicht verschlossen war, keine Wundkorkbildung eintrat; flofs der Saft aber schnell ab, so dafs die verletzte Fläche nur von ganz wenig bedeckt wurde, so teilten sich die der Verwundung zunächstgelegenen Zellen parallel zur Aufsenfläche und verkorkten nach einiger Zeit. Man sieht also schon hieraus, dafs die Fähigkeit der Wundkorkbildung den milchsaftführenden Pflanzen nicht abgeht. So beobachtete auch ich an Keimlingen von Euphorbia Lathyris, deren hypokotyles Glied durch mehrere quere Einschnitte verletzt worden war, schon nach wenigen Tagen deutliche Wundkorkbildung. Der Milchsaft war abgetropft, so dafs auf der Wunde selbst nur wenig zurückblieb. Dasselbe Verhalten zeigten Stengel von Euphorbia Myrsinites, die geköpft worden waren. Es scheint so, als ob die Wundkorkbildung dann unterbleibe, wenn der durch den Milchsaft geschaffene Verschlufs luftdicht ist, eine Frage, die sich jedenfalls entscheiden

1) Erklärung ist hier natürlich nicht im kausalen Sinne zu verstehen.
2) de Vries a. a. O. pag. 709—718.
3) Tschirch a. a. O., Arch. d. Pharm., 3. Reihe, XXIV, 1886.
4) Dehmel, Beitr. z. Kenntnis d. Milchsaftbehälter d. Pfl. Diss. Erlangen 1889.

wird, wenn wir über die Bedingungen der Wundkorkbildung genauer unterrichtet sein werden.

Die andere Form der Wundheilung, die Callusbildung, wird durch den Milchsaft nicht verhindert. Ich hatte mehrfach Gelegenheit, denselben an geringelten Stecklingen von Ficus Carica, elastica, australis, Euphorbia palustris und verrucosa zu beobachten. Bekannt ist ja auch die sehr ausgiebige Callusbildung, die an der verletzten Wurzel von Taraxacum officinale auftritt;[1]) man sieht häufig, dafs die dicke eingetrocknete Milchsaftschicht von dem aus der Wunde hervorwuchernden Gewebe abgehoben wird.

Aus all dem geht also hervor, dafs der Milchsaft als Ersatzmittel für die natürlichen Wundheilungsprozesse nicht wohl betrachtet werden kann. Damit ist indes noch nicht bewiesen, dafs ihm die Funktion des Wundschutzes strikte abgesprochen werden müsse. Wir dürfen nicht vergessen, dafs die immerhin langsam fortschreitende Wundkork- und Callusbildung gegen schnell eintretende Infektionen keineswegs hinreichenden Schutz gewähren. Nun ist ja seit den Untersuchungen von Frank[2]) und Temme[3]) die allgemeine Verbreitung der Schutzholzbildung bekannt, deren Wesen darin besteht, dafs die lebenstätigen Zellen der Pflanze als Reaktion auf die stattgehabte Verwundung Gummi- oder Harz absondern, welcher die Membranen der in einer mehr oder weniger breiten Zone um den Wundrand gelegenen Gefäfse durchdringt und deren Lamina verstopft, so dafs nach aufsen ein luft- und wasserdichter Verschlufs geschaffen ist. Da nun die Milchröhren bekanntlich im allgemeinen an Harz- und Gummistoffen sehr reich sind, so liegt es nahe, anzunehmen, dafs sie für die Schutzholzbildung das Material liefern und die Gefahr der sofortigen Infektion bei Verwundungen beseitigen. Man wird somit der de Vries'schen Hypothese ein Anrecht auf Wahrscheinlichkeit nicht absprechen können. Doch würde man sicher zu weit gehen, wenn man im provisorischen Wundschutz die einzige Bedeutung des Milchsafts erblicken wollte. Dagegen spricht schon die Tatsache, dafs sie nur einen Teil der im Milchsaft enthaltenen Stoffe

---

1) Nach Küster (Pathologische Pflanzenanatomie, 1903, pag. 167) bilden sich in diesem Callus sogar Milchröhren.

2) Frank, Über Gummibildung im Holze und deren physiologische Bedeutung. Ber. d. d. bot. Ges. 1884.

3) Temme, Über Schutz- und Kernholz. Landw. Jahrb. XIV, 1885. — Ferner Praël, Vgl. Unters. üb. Schutz- und Kernholz. Prgsh. Jahrb. XIX, 1888. — Frank, Pflanzenkrankh. I, 2. Aufl., pag. 31—59.

berücksichtigt, für das Vorhandensein der Alkaloide, Gerbstoffe etc. dagegen keine Erklärung zu geben imstande ist. Die Untersuchungen von Kny u. a. (vgl. pag. 134) über Milchsafthaare, die infolge des starken Turgors bei der leisesten Berührung verletzt werden und den Saft ausspritzen und somit die Pflanzenschädlinge abhalten, legten die Vermutung nahe, ob vielleicht in dieser Richtung dem Milchsaft eine allgemeinere Bedeutung zukomme, das um so mehr, als ja der hohe Turgor nicht nur in den Milchsafthaaren auftritt, sondern das ganze Milchröhrensystem auszeichnet. Zur näheren Begründung dieser an sich wohl wahrscheinlichen, bisher aber durch sehr wenige empirische Tatsachen gestützten Auffassung stellte ich eine grofse Anzahl von Versuchen an, die mich im allgemeinen zu übereinstimmenden Ergebnissen führten.

Um die spezifische Wirkungsweise des Milchsafts studieren zu können, handelte es sich naturgemäfs zunächst darum, eine Methode zu finden, welche es gestattet, die Pflanzen unter sonst möglichst normalen Bedingungen milchsaftsfrei zu machen. Dies wäre z. B. möglich gewesen, indem man die Pflanzen abgeschnitten, mehrfach verletzt und mit Hilfe einer Saugpumpe durch die Milchröhren einige Zeit Wasser gesaugt hätte. Eine andere Methode ist das von Andrews[1]) angewandte Centrifugieren. Allein ein viel einfacheres, für unsere Zwecke voll ausreichendes Mittel, welches zugleich erlaubt, die Pflanze an ihrem natürlichen Standort zu belassen, bot sich darin, dafs die Pflanzen öfter in allen Teilen stark angezapft wurden. Ich bediente mich zu meinen ersten Versuchen hauptsächlich der Euphorbien. Ein- oder zweijährige Pflanzen von Euphorbia Lathyris wurden innerhalb 2—3 Tagen in annähernd regelmäfsigen Zwischenräumen 2—4mal angezapft, indem die äufseren Spitzen der Blätter abgeschnitten und häufig noch kleine Einschnitte in den Stamm gemacht wurden. Von diesen Pflanzen waren einige verdunkelt worden, andere blieben unter gewöhnlichen Bedingungen; zur Kontrolle verdunkelte ich jedesmal einige nicht angezapfte Pflanzen und beobachtete andere unter normalen Verhältnissen. Durchschnittlich nach drei Tagen waren die verdunkelten, angezapften Pflanzen milchsaftfrei; es flofs weder aus den Blättern noch aus dem Stengel bei Verletzungen etwas aus; bei den anderen Pflanzen dauerte dies begreiflicherweise etwas länger, jedoch war der Unterschied nur ein geringer. Die Pflanzen hatten ein durchaus normales Ansehen und schienen durch den Milchsaft-

1) Andrews, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38. 1903.

mangel in keiner Weise geschädigt zu sein. War das Wetter nicht zu heifs und trocken, so zeigte sich die überraschende Erscheinung, dafs an Stelle der milchsaftfreien Pflanzen nach einem oder zwei Tagen nur noch deren Stämme und die Mittelrippen der Blätter vorhanden waren. Es war fast immer die sehr häufige, omnivore Nacktschnecke Limax agrestis, welche die Blätter, oft auch Teile der Rinde — das Holz wird seiner Härte wegen meist gemieden — verzehrt hatte. In der Mehrzahl der Fälle fand ich sie, wenn ich die Pflanzen einige Zeit, nachdem sie zum letzten Male angezapft waren, kontrollierte, bei eifriger Arbeit. Die verdunkelten Vergleichspflanzen wurden ebenso wie die anderen, normalen Bedingungen ausgesetzten, niemals angefressen, obwohl sich sehr oft Kriechspuren der Schnecken auf ihnen nachweisen liefsen. Diese ersten Ergebnisse veranlafsten mich, die Versuche auf eine gröfsere Anzahl milchsaftführender Pflanzen auszudehnen. Von Euphorbien verwandte ich noch folgende: Euphorbia helioscopia, Gerardiana, altissima, heterophylla, calendulacea, Peplus, Lagascae. Die ersten vier Arten, mit denen ich wiederholt experimentierte, liefsen mit derselben Deutlichkeit die beschriebene Wirkung erkennen. Kleine, milchsaftfrei gemachte Pflänzchen von Euphorbia Gerardiana werden sogar manchmal mit Stumpf und Stiel vertilgt, so dafs ich sie am nächsten Morgen nicht wiederfinden konnte. Brachte ich künstlich Schnecken unter die der Verdunkelung dienenden Blumentöpfe, die die angezapften Pflanzen bedeckten, so ging die Verheerung, wie natürlich, noch weit schneller vor sich. Die Exaktheit dieser Versuche geht so weit, dafs man den Schneckenfrafs als eine untrügliche Probe auf Gehalt an Milchsaft verwenden kann. Fliefsen nur noch geringe Mengen beim Anzapfen aus, so wird die Pflanze von den Schnecken nicht angerührt, während sie begierig verzehrt wird, wenn keiner mehr darin enthalten ist.

Mit Euphorbia calendulacea und Peplus glückte das Experiment nicht in dieser Weise; auch die zahlreichen Asclepiadeen, Apocynaceen, Papaveraceen und Cichoriaceen, mit denen ich die gleichen Versuche machte, wurden nach oftmaligem Anzapfen nur selten von Schnecken angegriffen. Das kam jedoch einfach daher, dafs diese Pflanzen auch durch mehrfach wiederholtes Anzapfen nicht milchsaftfrei gemacht werden können. Um das zu erreichen, wandte ich eine andere Methode an. Sie bestand darin, dafs Blätter der betreffenden Pflanzen in Stücke geschnitten und in Wasser gelegt wurden. Da der Milchsaft auf diese Weise mit dem Wasser in offene Kommunikation tritt, mufs infolge seines hohen osmotischen Drucks eine schnelle Diffusion

zwischen beiden Flüssigkeiten eintreten. Durch mehrfaches Erneuern des Wassers kann man so erreichen, dafs die Blattstücke vollkommen milchsaftfrei sind. Zugleich überzeugte ich mich davon, dafs sie noch lebendig waren, was sich durch eine heftige Plasmolyse der Mesenchymzellen in Glyzerin zu erkennen gab. Diese milchsaftfrei gemachten Pflanzenteile brachte ich nun mit anderen, der Pflanze direkt entnommenen, stark milchsafthaltigen in ein feuchtgehaltenes Glasgefäfs, in dem sich einige Exemplare von Limax agrestis befanden. Es wurden folgende Pflanzen zu den Versuchen verwandt:

Lactuca virosa, Lactuca perennis, Sonchus oleraceus, Sonchus paluster, Taraxacum officinale, Cichorium Endivia, Podospermum laciniatum. Mulgedium macrophyllum, Chondrilla juncea, Hieracium speciosum, Tragopogon porrifolius. — Papaver somniferum, Papaver nudicaule, Chelidonium majus. — Euphorbia Peplus. — Rhazya orientalis, Vinca major.

Die beiden letzten Pflanzen ausgenommen, zeigte sich 12—24 Stunden nach Ansetzen des Versuchs, dafs die milchsaftfreien Blattstücke ganz verschwunden oder nur noch Teile ihrer Mittel- und stärkeren Seitenrippen zu finden waren, während sich an den milchsafthaltigen nicht die geringsten Frefsspuren nachweisen liefsen. Zum Vergleich hatte ich in die Gefäfse auch Blattstücke von anderen, mit chemischen oder mechanischen Schutzmitteln ausgerüsteten Pflanzen (vgl. Stahl a. a. O.) gebracht. Auch von diesen waren einige vorher in Wasser gelegt worden und wurden den Schnecken zugleich mit frischen Exemplaren geboten. Da das Wasser in diesem Falle die schützenden Stoffe, seien es Gerbstoffe, ätherische Öle, Bitterstoffe usw., nur aus den Teilen auslaugen kann, die gerade an den Schnittflächen liegen, aus den übrigen Zellen aber, während sie lebend sind, kein Austritt erfolgt, so mufsten sich hier beide Arten von Blattstücken gleich verhalten, was die Versuche auch bestätigten. Entweder blieben sie ganz verschont oder es zeigten sich an beiden Arten geringe Frefsspuren.

Die gewonnenen Resultate wurden noch durch eine dritte Versuchsmethode bestätigt. Sorgfältig gereinigte Objektträger wurden mit ungefähr gleichen Mengen Stärkekleister bestrichen und in Kristallisierschalen gebracht. Auf der Mehrzahl derselben wurde der Kleister mit einigen Tropfen Milchsaft verrieben, der den verschiedensten Pflanzen entnommen war; andere blieben zur Kontrolle milchsaftfrei. Die Versuche erstreckten sich auf folgende Pflanzen:

Euphorbia Cyparissias, Euphorbia Lathyris, Euphorbia palustris. — Lactuca virosa, Hypochaeris sp., Mulgedium alpinum. — Apocynum hypericifolium, Asclepias incarnata, Rhazya orientalis. — Platycodon grandiflorus, Wahlenbergia Roylei, Lobelia erinus. — Papaver somniferum, Chelidonium majus. — Humulus Lupulus. — Rhus toxicodendron.

Von Schnecken nahm ich gewöhnlich wieder Limax agrestis, weil dies die gefräfsigste und folglich gefährlichste ist, aber auch Helix pomatia, fruticum, hortensis. Waren die Objektträger den Schnecken preisgegeben, so konnte man oft schon nach wenigen Stunden sehen, dafs der nicht mit Milchsaft durchtränkte Stärkekleister bis auf den letzten Rest verzehrt war, während der andere in der grofsen Mehrzahl der Fälle unversehrt blieb. Ausnahmen bildeten nur Rhus toxicodendron, dessen Milchsaft auf die Schnecken weder unangenehm noch giftig zu wirken scheint. Da die Pflanze exotisch ist, kann das nicht weiter in Erstaunen setzen. Im allgemeinen verhielten sich alle vier Schneckenarten ziemlich gleich.

Da es auch von Interesse sein mufste zu sehen, wie sich der in seiner Bedeutung noch sehr rätselhafte Milchsaft gewisser Pilze (Lactarius) verhält, so habe ich auch hierüber einige Versuche angestellt. Ich sammelte im August 14 Arten dieser Pilzgattung (Lactarius vellereus, piperatus, pallidus, torminosus, decipiens, ichoratus, obnubilis, mitissimus var. tabidus, azonites, controversus, pyrogalus, viridis, deliciosus, vietus), ferner verschiedene Schnecken, die sich an denselben Standorten befanden [Arion empiricorum (omnivor), subfuscus (Spezialist), Limax cereus (Spezialist), maximus (Spezialist), agrestis (omnivor)]. Da die eingesammelten Pilze nicht lange genug lebensfrisch blieben, um Frefsversuche anzustellen, untersuchte ich die Einwirkung des Milchsafts auf die Schnecken direkt. Brachte ich einen Tropfen Milchsaft von L. viridis in einem Uhrschälchen mit Limax agrestis in Berührung, so sonderte die Schnecke sofort unter krampfhaften Windungen eine grofse Menge Schleim ab. Ihr Körper wurde dadurch an der betreffenden Stelle fixiert und sie konnte trotz eifrigster Anstrengungen nicht entfliehen, kam vielmehr immer wieder mit dem Reizmittel in Berührung, dessen scharfe, ätzende Wirkung schon nach wenigen Minuten den Tod der Schnecke zur Folge hatte. Dasselbe gilt für die Milchsäfte von L. pallidus, torminosus, decipiens, azonites, controversus und pyrogalus, in etwas schwächerem Mafse auch für L. piperatus. Man konnte sogar den Milchsaft stark mit Wasser ver-

dünnen, ohne dafs er seine tötende Wirkung einbüfste. Diese zeigt sich auch, wenn man den Pilz schwach verletzt und die Schnecke mit den ausfliefsenden Milchsafttropfen in Berührung bringt. Es handelt sich nicht um eine durch Einbringen des Milchsafts in den Verdauungskanal herbeigeführte Vergiftung, sondern die schädliche Wirkung des Milchsafts betrifft hauptsächlich die sehr empfindliche Haut der Schnecke. So gelang es z. B. ein sehr grofses Exemplar des omnivoren Arion empiricorum allein durch Betupfen mit dem Milchsaft einiger Lactarius-Arten nach mehreren Stunden zu töten. Von den anderen Schnecken verhielt sich Arion subfuscus ähnlich wie Limax agrestis, zeigte sich jedoch etwas widerstandsfähiger. Weniger empfindlich erwiesen sich Limax maximus und cereus, welche zwar auch in einigen Fällen einen unangenehmen Reiz empfanden, jedoch nicht durch den Milchsaft getötet wurden. Dies kann nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, dafs beide Arten spezifische Pilzschnecken sind.[1]) Dagegen gibt es aber einige Lactarius-Arten (Lact. vellereus, obnubilis), deren Milchsaft die untersuchten omnivoren Schnecken anscheinend nicht irritiert; wenigstens konnte ich es in meinen Versuchen nicht feststellen. Mit L. deliciosus, vietus und ichoratus haben mich die Versuche leider zu keinem abschliefsenden Resultat geführt, da mir zu wenig Material zur Verfügung stand. — Dafs die Lactarius-Arten mehr als die anderen Pilze eines Schutzmittels bedürfen, könnte daher kommen, dafs sie Substanzen enthalten, welche von den Schnecken besonders bevorzugt sind. Vielleicht erklärt sich auf diese Weise auch der Umstand, dafs der Milchsaft einiger Arten keine Wirkung auf die Schnecken ausübt; sie würden dann derartige Stoffe nicht besitzen und somit auch des Schutzes nicht in dem Mafse bedürfen. Die Vermutung, dafs der Zucker die betreffende Substanz ist, bestätigte sich nicht. Ich mufs also die Frage noch offen lassen. Erwähnt wurden diese Pilzversuche nur deshalb, weil sie vielleicht geeignet sind, die Experimente an milchsaftführenden Phanerogamen in einem oder dem anderen Punkte zu ergänzen. Da sie jedoch zu unvollständig und zu wenig vielseitig sind, als dafs sich daraus weitere Konsequenzen ziehen liefsen, sollen sie im folgenden keine weitere Berücksichtigung finden.

Fragen wir nun nach den Schlufsfolgerungen, zu denen die angeführten Versuche mit milchsaftführenden Phanerogamen berechtigen.

---

1) Die Unterscheidung von Omnivoren und Spezialisten hat Stahl in seiner zitierten Arbeit (pag. 14 ff.) ausführlich begründet, worauf ich hier verweisen mufs. Vgl. auch Detto, Über die Bedeutung der äther. Öle bei Xerophyten. Flora 1903 Bd. 92.



Gleichgiltig, welche theoretischen Erwägungen wir daran anknüpfen, so viel geht jedenfalls daraus mit Sicherheit hervor, daſs der Milchsaft für die Pflanzen ein sehr wirksames Abwehrmittel gegen Tiere, insbesondere Schnecken ist. Man braucht sich nur vorzustellen, die Pflanzen würden plötzlich ihren Milchsaft verlieren, dann wären ein bis zwei feuchte Sommertage für die Schnecken genügend, um sie sämtlich zu vernichten. Das Vorhandensein von Milchsaft ist also eine ausschlaggebende Existenzbedingung und man kann mit gutem Rechte behaupten, daſs die Pflanzen ohne denselben den Kampf ums Dasein nicht überstanden hätten. Die Möglichkeit der Annahme, daſs die primäre Funktion des Milchsafts die des Schutzes ist und daſs diese ökologische Bedeutung für die Erwerbung, Erhaltung und Vervollkommnung der Milchsaftbehälter bei der Selektion eine wichtige Rolle gespielt hat, ist damit auſser Zweifel gestellt. Man wird auch bis zu einem gewissen Grade schon jetzt ihre Wahrscheinlichkeit zugeben müssen, für die ich im folgenden noch einige Belege beibringen möchte. Vorher jedoch möchte ich nicht verfehlen, ausdrücklich darauf hinzuweisen, daſs es mir fern liegt, die Abwehr des Schneckenfraſses etwa als die ausschlieſsliche Funktion des Milchsafts zu betrachten. Es wäre eine weitgehende Verkennung der ungeheuren Zahl der uns in ihrer Wirkung groſsenteils noch unbekannten Auſsenbedingungen, welche für die Existenz der Organismen bestimmend sind, wollte man einen so einseitigen Standpunkt vertreten. Bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse müssen wir es uns zur Aufgabe machen, die Gesamtheit dieser Bedingungen zu analysieren, die Bedingungen selbst planmäſsig, d. h. experimentell zu verändern, um ihre spezifische Wirkungsweise kennen zu lernen. Wir sahen schon oben, daſs auſser der eben näher besprochenen Bedeutung der Milchsaft möglicherweise noch als Verschluſsmittel, welches verwundete Pflanzen vor Infektion und vor dem Eindringen von Luft und Wasser schützt, eine Rolle spielt. Es ist indessen nicht einmal nötig so weit zu gehen, sondern wir können zunächst bei der hier erörterten Frage des Schutzes gegen Tierfraſs stehen bleiben. Schon a priori ist es sehr wahrscheinlich, daſs die Schnecken bei weitem nicht die einzigen Tiere sind, deren schädigender Einfluſs durch den Milchsaft von der Pflanze ferngehalten wird. Tatsächlich fehlt es nicht an Angaben in der Literatur, welche sich in diesem Sinne deuten lassen. So wissen, wie ich Warburg[1]) entnehme, die Kautschuksammler, daſs man die

1) O. Warburg, Die Kautschukpflanzen und ihre Kultur. Berlin 1900.

Heveabäume nicht bis ins Holz anschneiden darf, da sie sonst eingehen. Der Grund dafür liegt nicht in einer durch die Verwundung herbeigeführten Schädigung der gesamten Pflanze, sondern darin, dafs bei so tiefgehenden Verletzungen Bohrkäfer in das Holz eindringen, denen der Baum dann zum Opfer fällt (Angabe von Wickham; vgl. Warburg a. a. O. pag. 80). Nach einem Berichte von Koschny wurden in Centralamerika in den 70er Jahren des 19. Jahrhunderts ganze Wälder von Castilloa elastica dadurch vernichtet, dafs man, um auf die Bäume klettern zu können, Stufen in die Stämme schlug. Die dadurch hervorgerufene Blofslegung des Holzes gestattet den Bohrkäfern den Eintritt, welche dasselbe zerfressen. Die Bäume sterben dann ab, wenn sie nicht vorher schon vom Winde umgerissen werden. Gesunde Bäume werden nach demselben Autor weder von Bohrkäfern noch von Spechten angegriffen. Einen Analogiefall gibt Frank[1]) für das Harz der Coniferen an. Er sagt: „Nach den Erfahrungen der Forstleute soll das Harzen den mittelwüchsigen und älteren Fichten unschädlich sein, wenn man nur einen oder zwei Lachten macht; vermehrt man die Zahl derselben, so werden die Bäume kränklich, zeigen schlechten Zuwachs und Bräunung und Zersetzung des Holzes in der Nähe der Wunden; Borkenkäfer, Holzwespen und andere Insekten greifen solche Stämme besonders gern an. Junge Bäume sind noch empfindlicher.“ . . . „Das Holz solcher Bäume, die viele Jahre lang geharzt worden sind, wird am ganzen unteren Stammende gebräunt und zersetzt und von dort kann sich die Holzverderbnis sogar noch beträchtlich weiter in den Stamm hinaufziehen.“ Durch das starke Anzapfen wird dem Baum das normalerweise zur Tränkung des Kernholzes verwendete, konservierend und antiseptisch wirkende Harz entzogen, und er steht den schädlichen Einflüssen der Aufsenwelt viel wehrloser gegenüber. Wenngleich dieses Beispiel nur ein Analogiefall ist, so dürfte es doch für die hier zu behandelnde Frage von einigem Werte sein, zumal da die Harze ja ein sehr wesentlicher Bestandteil vieler Milchsäfte sind. Um beweisend zu sein, müfsten allerdings die angeführten kurzen Angaben durch umfassende, auf dies spezielle Ziel gerichtete Untersuchungen bestätigt und durch Beibringung neuer, in gleichem Sinne zu deutender Tatsachen ergänzt werden. Einstweilen müssen wir uns mit diesen wenigen Notizen begnügen, nach denen es nicht ausgeschlossen ist, dafs das reiche Vorkommen von Milchsaft in der Rinde den Zweck hat, das Eindringen

1) Frank, Pflanzenkrankheiten Bd. I 2. Aufl. 1895 pag. 188 ff.

schädlicher Tiere in den Holzkörper zu verhüten und damit die Pflanze vor der Vernichtung zu schützen.

Die Deutung der oben mitgeteilten Schneckenversuche müfste offenbar noch mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn sich zeigen liefse, dafs die milchsaftführenden Pflanzen aufser dem Milchsaft keine weiteren Schutzmittel gegen Schneckenfrafs, wie Sekretbehälter, Gerbstoffschläuche etc., ferner mechanische Abwehrmittel wie Borstenhaare, verkalkte oder verkieselte Zellmembranen usw., über deren Rolle im Leben der Pflanzen uns Stahls Untersuchungen sehr wesentliche Aufklärungen verschafft haben, besitzen. Hierbei sind allerdings zwei Punkte nicht zu vergessen. Erstens ist es nicht sicher und auch nie behauptet worden, dafs die von Stahl als Schutzmittel gegen Schneckenfrafs angesprochenen Stoffe oder Gebilde keine andere Funktion für die Pflanze verrichten. In einzelnen Fällen liegen sogar Gründe zu dieser Annahme vor. Für den Milchsaft gilt natürlich, wie schon hervorgehoben wurde, dasselbe. Zweitens ist sehr wohl der Fall möglich und auch bekannt, dafs mehrere heterogene Organe von derselben Funktion bei einer Pflanze vorkommen und sich in ihrer Tätigkeit gegenseitig unterstützen. Ein gleichzeitiges Vorkommen mehrerer Arten von Abwehrmitteln bei einer Pflanze spräche daher nicht ohne weiteres gegen die oben vertretene Auffassung. Immerhin wird es für die allgemeine Beurteilung der Frage von einigem Interesse sein zu verfolgen, ob derartige Korrelationen bestehen. Das gute Gelingen der Schneckenversuche mit Pflanzen, die ihres Milchsafts beraubt waren, macht dies in hohem Grade wahrscheinlich, denn offenbar würden die Schnecken die Pflanzen nicht gefressen haben, wenn darin beispielsweise Bitterstoffe, Gerbsäuren oder ätherische Öle in gröfserer Menge enthalten gewesen wären.

Betrachten wir zunächst die Kompositen, so zeigt sich hier ein sehr auffälliges Vikariieren. Wir sind über die einschlägigen Verhältnisse namentlich durch die eingehenden Untersuchungen Van Tieghems[1]) genauer unterrichtet. Bekanntlich ist es ein typisches Unterscheidungsmerkmal zwischen Cichoriaceen und Tubulifloren, dafs erstere gegliederte Milchsaftgefäfse und keine Harzgänge besitzen, während bei letzteren die Milchröhren fehlen, Harzgänge dagegen allgemein verbreitet sind. Was die anatomische Ausbildung und Anordnung dieser Behälter betrifft, so zeigen sich im primären und sekundären

1) Ph. Van Tieghem, Sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. sc. nat. 5e série bot. T. XVI 1872. Second mémoire. Ann. sc. nat. 7e série bot. T. I. 1885.

Gewebe wichtige morphologische Verschiedenheiten. Die Harzkanäle der Tubulifloren sind im primären Wurzel- und Stengelgewebe ausschliefslich endodermalen Ursprungs und zwar in den allermeisten Fällen den Gefäfsbündeln vorgelagert. Sie erfahren im Stengel noch dadurch eine höhere Differenzierung, dafs sie von typischem Sekretionsepithel umgeben sind, was in der Wurzel nicht differenziert ist. Anatomisch anders verhält sich das sekundäre Gewebe. Kommen hier Sekretkanäle zur Ausbildung, so entstehen sie schizogen im sekundären Parenchym. Sehr vielen Tubulifloren fehlen dieselben aber; dann treten regelmäfsig einzelne, langgestreckte, mit Harz gefüllte Zellen auf. Noch anders können sich die Blätter verhalten. Es gibt Fälle, in denen die Sekretkanäle des Stengels sich nicht in die Blätter fortsetzen, sondern an der Basis der Spreite plötzlich aufhören. Dann findet man gewöhnlich langgestreckte, von Epithel bekleidete Intercellularräume in den Hauptnerven. Aufserdem können noch unter der Epidermis auf der Ober- oder Unterfläche und namentlich am Rande isolierte intercellulare Sekretbehälter zur Ausbildung kommen. Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir bei den Cichoriaceen. Im primären Stengelgewebe finden sich die Milchröhren auch als äufsere Bekleidung des Siebteils, sie entstehen jedoch nicht aus der Endodermis, sondern im Pericykel. Dagegen nehmen sie im sekundären Gewebe des Stengels und im Blatt aus dem Bastparenchym ihren Ursprung. Vom sekundären Wurzelgewebe gilt dasselbe wie vom Stengel, im primären bilden sich dagegen die Milchröhren in der inneren, dem Kambium anliegenden Zone des Siebteils.

Aus alledem geht zunächst hervor, dafs die Sekret- und Milchsaftbehälter der Kompositen in morphologischer Hinsicht nichts weniger als homologe Gebilde sind. Auf der anderen Seite spricht die Tatsache, dafs die Milchröhren nur da vorkommen, wo die Sekretbehälter fehlen, dafs ferner im sekundären Gewebe der Tubulifloren Sekretidioblasten oder geschlossene Behälter dann auftreten, wenn die Sekretkanäle nicht zur Ausbildung gelangen, so deutliche Worte, dafs an einer Vertretung der in Frage stehenden Behälter — ob im physiologischen oder biologischen Sinne, wird sich unten entscheiden — nicht gezweifelt werden kann.[1]) Einige Spezialfälle können dazu dienen,

1) Man wird hier vielleicht einwerfen, dafs bei vielen Tubulifloren Sekretgänge bzw. -behälter nur in der Wurzel vorkommen, der Stengel und die Blätter dagegen davon frei sind. Bei diesen Pflanzen ist jedoch durch das Vorhandensein von Drüsenhaaren an den oberirdischen Organen für die fehlenden Ölgänge ein Ersatz geschaffen.

dies noch näher zu illustrieren. Während die Wurzelendodermis der Liguliforen normalerweise einschichtig ist, finden wir sie bei Lampsana communis und Cichorium Intybus gegenüber den Gefäfsbündeln durch tangentiale Teilung verdoppelt. Tragopogon porrifolius zeigt dieselbe Erscheinung mit der weiteren Modifikation, dafs die Endodermiszellen nicht überall eng aneinanderschliefsen, sondern zwischen beiden Schichten luftführende Intercellularräume auftreten. Die Ähnlichkeit mit den Tubulifloren geht noch weiter bei Scolymus grandiflorus und Scorzonera hispanica; hier findet sich ein endodermales Harzkanalsystem, das in Bogenform die Gefäfsbündel umgibt. Daneben treten natürlich bei all diesen Pflanzen die charakteristischen Milchsaftgefäfse auf. Für die Tubulifloren lassen sich entsprechende Beispiele anführen. Die in Asien einheimische Gundelia Tournefortii führt Milchsaft, und zwar entstehen die Milchröhren im Pericykel, also genau an der Stelle wie bei den Cichoriaceen. Die den Tubulifloren sonst eigenen Harzbehälter fehlen bei dieser Pflanze. Auch Cirsium arvense und Lappa grandiflora zeigen bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. Beide Pflanzen besitzen nämlich in der Wurzel und dem Stengel Harzbehälter, die Blätter sind davon frei. In diesen sowie in den oberen Teilen des Stammes finden wir nun ein reiches System typischer Milchsaftgefäfse.

Man sieht also, dafs zwischen Liguliforen und Tubulifloren ganz allmähliche Übergänge bestehen. Vielleicht haben die Harzgänge ursprünglich eine allgemeine Verbreitung gehabt und sind dann durch das Auftreten der Milchröhren mehr und mehr verdrängt worden, so dafs sich jetzt davon nur noch einzelne Reste bei einigen Vertretern der Gruppe der Cichoriaceen erhalten haben. Entsprechend erklärt sich dann vielleicht bei den erwähnten Tubulifloren das Fehlen der Harzbehälter da, wo Milchröhren vorkommen, indessen lassen sich über den Gang der phylogenetischen Entwicklung selbstverständlich nur vage Vermutungen äufsern. Für die hier im Vordergrund stehende Frage ist es auch gleichgültig, ob dieselbe diesen oder jenen Verlauf genommen hat. Das Wesentliche ist die Feststellung der Tatsache, dafs es sich bei den Kompositen um eine gegenseitige Vertretung der verschiedenen Arten von Sekretbehältern unter sich und dieser wieder mit den Milchröhren handelt. Es fragt sich nun weiter, wie wir uns das biologisch oder physiologisch zu erklären haben. Man hat darüber verschiedene Ansichten ausgesprochen, eine eingehendere Behandlung dieses Gegenstandes ist jedoch merkwürdigerweise niemals unternommen worden. Ich möchte zuerst auf die Deutung von

Haberlandt[1]) eingehen. Er sagt (a. a. O. pag. 460): „Fragen wir nach der physiologischen und biologischen Bedeutung der gangförmigen Sekretionsorgane, so sprechen zunächst verschiedene Tatsachen dafür, daſs die Sekretgänge zur Ausscheidung nutzloser Endprodukte des Stoffwechsels bestimmt sind. Wie oben erwähnt wurde, treten diese Organe sehr häufig als Begleiter von Gefäſsbündeln, namentlich der Leptomstränge, auf. Die Vereintläufigkeit setzt jedenfalls eine physiologische Beziehung zwischen den Sekretgängen und den Gefäſsbündeln voraus, ebenso wie die Vereintläufigkeit von Bast und Mestom auf physiologischer Basis ruht. Es ist nun das Naheliegendste, diese Beziehung darin zu suchen, daſs die Sekretgänge zur Ausscheidung jener nutzlosen Exkrete bestimmt sind, welche den Gefäſsbündeln, vor allem den Leptomsträngen, von den in lebhafter Vegetation befindlichen Organen und Geweben zugeführt wurden. Überall, wo sich lebhafte Stoffwechselprozesse vollziehen, kommt es notwendig auch zur Bildung von wertlosen Endprodukten, welche so wie die plastischen Baustoffe zunächst in die stoffleitenden Gewebe gelangen. Das leitende Strangsystem der Pflanzen verhält sich in dieser Beziehung nicht anders wie das Blutgefäſssystem der Tiere. Wir können noch ein viel näher liegendes Organsystem zum Vergleiche heranziehen, nämlich die Milchröhren, welche wohl zweifellos neben den plastischen Baustoffen auch nutzlose Exkrete enthalten. Während aber die Milchröhren die zugeführten Exkrete, so viel uns bekannt, nicht wieder ausscheiden, entledigen sich die Gefäſsbündel zahlreicher Pflanzen durch Vermittelung der sie begleitenden Sekretionsorgane jener Auswurfsstoffe, gleichwie das Blut durch die Sekretion der Nieren von den in ihm enthaltenen Endprodukten des Stoffwechsels — sofern dieselben nicht gasförmig sind — befreit wird. Eine nicht unwichtige Stütze dieser Hypothese bildet die Tatsache, daſs jene Pflanzen, welche Milchröhren aufweisen (die ja zugleich als Sekretbehälter fungieren), mit seltenen Ausnahmen (Scolymus) keine Sekretgänge besitzen.

Ich kann aus verschiedenen Gründen dieser Ansicht nicht beistimmen. Ohne auf die von Haberlandt angeführte Analogie mit dem Blute der Tiere näher einzugehen, welche schon deshalb unstatthaft ist, weil das Nierensekret, der Harn, vorwiegend aus stickstoffhaltigen Abbauprodukten des Stoffwechsels besteht, die den in der Pflanze bei der Eiweiſszersetzung entstehenden Amidokörpern, welche bekanntlich nicht ausgeschieden werden, entsprechen, während die

1) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Leipzig 1904.

im Milchsaft und den Harzbehältern der Kompositen enthaltenen Sekrete stickstofffreie Substanzen von sehr hohem Kohlenstoffgehalt sind und jedenfalls nicht bei der Dissociation der Eiweifsmoleküle entstehen, möchte ich zunächst bemerken, dafs die Lagerung der Sekretkanäle durchaus nicht immer so enge Beziehungen zu dem Leitgewebe erkennen läfst, als es Haberlandt angibt. Oft liegen sogar, wie ich mich durch eigene Untersuchung von Tubulifloren überzeugen konnte, zwischen beiden mehrere Schichten grofser Rindenzellen, so dafs die „Abbauprodukte" also einen ziemlich weiten Weg durchwandern müfsten, um zum Orte ihrer Ablagerung zu gelangen. Weit mehr als das fällt jedoch gegen die Wahrscheinlichkeit der Haberlandt'schen Hypothese der Umstand ins Gewicht, dafs die in den Sekretkanälen enthaltenen Stoffe in den Epithelzellen selbst erzeugt werden. Man findet die letzteren nämlich entweder sehr stärkereich oder sie enthalten eine Emulsion von stark lichtbrechenden, öligen Substanzen, welche mit den in den Harzkanälen enthaltenen Stoffen identisch sind oder Vorstufen derselben darstellen.[1]) Selbstverständlich ist nicht zu bezweifeln, dafs die Epithelzellen ihrerseits das Material zur Harzbildung anderen Zellen entnehmen. So weit sich urteilen läfst, sind aber die zugeleiteten Substanzen stickstofffreie Nährstoffe, aus denen in den Epithelzellen die in den Sekretkanal ausgeschiedenen Harze resp. ätherischen Öle gebildet werden. Für die Coniferen kann es, wie schon in der Einleitung erwähnt, nach den Untersuchungen von Strasburger[2]) u. a. als sichergestellt gelten, dafs zur Harzbildung die im Markparenchym sich anreichernde Stärke verwendet wird. Es liegt also sehr nahe, für die Kompositen, deren Sekretgänge ganz ähnlichen Bau aufweisen, ein analoges Verhalten anzunehmen, besonders da die direkte Beobachtung dies in jeder Beziehung unterstützt. Damit ist gezeigt, dafs der Inhalt der Harzkanäle nicht aus „jenen nutzlosen Exkreten besteht, welche den Leptomsträngen von den in lebhafter Vegetation befindlichen Organen

1) Welche von beiden Ansichten für die Kompositen die zutreffende ist oder ob man hier mit Tschirch die Beteiligung einer „resinogenen" Membranschicht bei der Entstehung des Exkrets annehmen mufs, ist nicht entschieden. Es scheint nach den Angaben von Heller (Flora, Bd. 93, 1904, pag. 30) festzustehen, dafs Harz im Epithel der Gänge vorkommen kann; dies müfste dann die Membran durchwandern. Übrigens ist diese spezielle Frage für die obigen Erörterungen, für die allein die Tatsache in Betracht kommt, dafs das Harz aus zugeführtem, kohlenstoffreichen Nährmaterial entsteht, ziemlich belanglos.

2) Strasburger, Leitungsbahnen pag. 4. Vgl. besonders auch Tschirch, Harze und Harzbehälter. Leipzig 1900.

und Geweben zugeführt werden", sondern dafs sie von der Pflanze in bestimmt lokalisierten Behältern in regulatorischer Weise erzeugt werden. Gerade dieser letzte Punkt scheint mir von besonderer Wichtigkeit zu sein. Wir wissen, dafs die Harzbehälter ebensowenig wie die Milchröhren in offener Verbindung mit der Aufsenwelt stehen. Enthielten sie nun tatsächlich nutzlose Produkte des Stoffwechsels, welche je nach der Intensität der Lebensvorgänge in der Pflanze in wechselnder Menge entstehen müfsten, so wäre nichts natürlicher, als dafs diese Stoffe aus der Pflanze ausgeschieden würden und nicht als unnützer Ballast aufbewahrt blieben.[1])

Zu beachten ist ferner das sehr frühzeitige Erscheinen der Harzkanäle und Milchsaftbehälter im Vegetationspunkt. Bei Tagetes patula sind z. B. erstere schon in voller Ausbildung vorhanden und von stärkereichen Parenchymzellen umgeben, noch ehe die Gefäfsbündel sich entwickelt haben und in dem übrigen Gewebe Stärke nachzuweisen ist. — Diese Argumente dürften genügen um darzutun, dafs die Haberlandt'sche Ansicht nicht aufrecht zu erhalten ist. Die sehr merkwürdige Analogisierung der Milchröhren, welche in ihrer vermeintlichen doppelten Funktion als Leitungsorgane plastischer Stoffe und Exkretbehälter bei den Liguliforen nach Haberlandt die Rolle übernehmen, die bei den Tubulifloren zum Teil dem Leitungsgewebe des Leptoms, durch das die nutzlosen Sekrete zugeführt werden sollen, zum anderen Teil den Harzgängen zukommt, ist danach schwerlich noch haltbar. Viel näher liegt es, nachdem sich eine ernährungsphysiologische Bedeutung des Milchsafts als höchst zweifelhaft erwiesen hat, Milchröhren und Sekretbehälter selbst als Gebilde gleicher Funktion zu betrachten, und ich kann in diesem Sinne Van Tieghem[2]) beipflichten, der den Inhalt der Sekret- und Milchsaftbehälter als physiologisch gleichwertig betrachtet. Wenn er ihn jedoch als ein für das Leben der Pflanze unnützes Produkt bezeichnet, so mufs ich dem aus mehreren Gründen widersprechen. Die anatomischen Befunde haben erstens gelehrt, dafs die verschiedenen Arten von Sekretbehältern (Sekretröhren, -schläuche, -Idioblasten) und die Milchsaftgefäfse vom entwicklungsgeschichtlichen, morphologischen Standpunkte aus ganz heterogene Gebilde sind, zweitens, dafs sie sich im allgemeinen in ihrem Auftreten ersetzen. Eine so hochgradige Differenzierung, die namentlich in den sehr ausgesprochenen Korrelationen

1) Vgl. hierzu auch Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäfsen. Sitz.-Ber. d. Berliner Akad. 1885 Bd. I pag. 334.

2) Van Tieghem in Bull. bot. de France, Tome 31, 1884, pag. 116.

zum Ausdruck kommt, macht es nun sehr wahrscheinlich, dafs hier die aktive Wirkung der natürlichen Zuchtwahl auf ein bestimmtes Ziel hingearbeitet hat. Diese Konsequenz schliefst aber die Voraussetzung in sich, dafs die in den Milchrören und Sekretgängen enthaltenen Harze etc. der Pflanze wichtige Dienste leisten, sonst könnten sie im Kampfe ums Dasein keine ausschlaggebende Rolle gespielt haben.

Nach diesen Erwägungen können wir zusammenfassend für die Kompositen folgendes sagen: Die anatomischen Verhältnisse lassen deutlich ein Vikariieren der Sekret- und Milchsaftbehälter erkennen. Der Inhalt der ersteren besteht nicht aus zufällig entstehenden Abbauprodukten des Stoffwechsels, sondern wird von der Pflanze aus stickstofffreien Nährstoffen gebildet. Hieraus, sowie aus verschiedenen anderen, näher besprochenen Tatsachen läfst sich folgern, dafs die Sekretbehälter eine bestimmte Funktion verrichten. Da nun diese eine physiologische nicht sein kann, weil die Sekrete nicht wieder in den Stoffwechsel gerissen werden, so bleibt nur die Möglichkeit einer ökologischen Bedeutung. Stahl hat nun gezeigt, dafs die ätherischen Öle bezw. Harze ein sehr wirksames Abwehrmittel gegen Schnecken sind, was ich durch einige Versuche mit Tubulifloren bestätigen konnte.[1]) Ferner dienen diese Harze, wie wir oben sahen, höchstwahrscheinlich dem Wundverschlufs. Man wird somit in dieser doppelten Richtung die Bedeutung der Sekretbehälter zu suchen haben. Andererseits folgt aus dem Vikariieren der Milchröhren mit den Sekretbehältern, dafs sich beide gegenseitig in ihrer Funktion ersetzen. Ist sonach für die Sekretbehälter eine biologische Bedeutung die einzig mögliche, so läfst sich weiter schliefsen, dafs dieselbe jedenfalls auch den Milchröhren zukommt. Die Wahrscheinlichkeit dieser hier auf rein theoretischem Wege abgeleiteten Folgerung erhält nun durch die oben mitgeteilten Versuche eine wichtige Stütze. Wenn man demnach eine zwecklose Materialvergeudung, für welche sich im Organismenreich keine Analogie finden liefse, nicht annehmen will, so bleibt nichts anderes übrig, als dem Milchsaft eine hervorragende ökologische Bedeutung tatsächlich zuzuerkennen.[2])

---

1) Ich legte mit Äther und Benzol ausgelaugte Blätter von Tanacetum vulgare, Solidago canadensis und Centaurea montana nach völliger Lösung des Harzes resp. ätherischen Öles und Entfernung der Auslaugemittel den Schnecken zusammen mit frischen Pflanzenteilen vor. Die frischen wurden von den stark ausgehungerten Tieren vollkommen unberührt gelassen, während sie die ausgelaugten gern frafsen.

2) Es handelt sich hier nur um die Exkrete des Milchsafts, welche für seine Funktion bestimmend sind. Von den „Nährstoffen" ist zunächst abgesehen.

Nach allem, was bisher besprochen wurde, ist es auch kaum noch zweifelhaft, dafs es dieses Moment ist, welches im Existenzkampfe als bestimmender Faktor für die Auslese gewirkt hat. Wollte man hierfür die mutmafslichen physiologischen Funktionen des Milchsafts heranziehen, welche selbstverständlich durch die genannten biologischen nicht ausgeschlossen sind, so könnte eine solche Auffassung erst dann zu Rechte bestehen, wenn wirkliche, positive Beweise dafür vorlägen. Einstweilen sprechen die Tatsachen nicht dafür und wenn wir selbst unter der Voraussetzung, dafs die Milchröhren sich in geringem Mafse an der Leitung plastischer Stoffe beteiligen, unsere gegenwärtigen Kenntnisse in Form einer Theorie zusammenfassen wollen, so kann diese nur so lauten, dafs aller Wahrscheinlichkeit nach die **primäre** Funktion des Milchsafts auf biologischem Gebiete liegt.

Was für die Kompositen gilt, läfst sich zwar nicht ohne allen Vorbehalt auf die anderen milchsaftführenden Pflanzen übertragen, doch sind Gründe vorhanden, welche diesen Analogieschlufs rechtfertigen. Einmal haben uns die Schneckenversuche mit Euphorbiaceen und Papaveraceen zu demselben Resultat wie die mit Cichoriaceen geführt; dessen Wahrscheinlichkeit wird noch dadurch erhöht, dafs bei beiden Familien ebenfalls ein deutliches Vikariieren verschiedener Schutzmittel zu beobachten ist. Unter den Euphorbiaceen führen bekanntlich bei weitem nicht alle Genera Milchsaft. Neben ungegliederten Milchröhren finden sich in dieser Famile gegliederte Milchsaftgefäfse, Milchsaftzellreihen, Gerbstoffschläuche, langgestrekte Sekretschläuche, Sekretidioblasten und Sekretlakunen.[1]) Obgleich über die genauere Verteilung dieser Behälter innerhalb der Familie noch detaillierte Untersuchungen fehlen, so lassen sich doch die in der Literatur vorhandenen Angaben zur Feststellung interessanter Beziehungen verwerten. Ich begnüge mich auf die Aufzählung weniger Fälle. Die in dem System von Müller Argovensis zu dem Tribus der Acalypheen gerechneten Gattungen Aleurites, Joannesia, Macaranga und Pachystroma besitzen ungegliederte Milchröhren; dieselben fehlen den ebenfalls hierher gehörigen Gattungen Alchornea und Mallotus; sie haben als Ersatz typisch ausgebildete, lange Sekretschläuche. Die mit der gegliederte Milchröhren führenden Hevea nahe verwandte Micrandra ist durch langgestreckte, weitlumige Milchsaftidioblasten ausgezeichnet; andere Arten von Sekretorganen kommen bei ihr nicht

1) Vgl. Solereder, Syst. Anatomie d. Dikotyl. 1899, und die Pax'sche Bearbeitung der Euphorbiaceen in Nat. Pflanzenfam.

vor. Der Gattung Pachystroma sehr nahestehend sind die Kautschukpflanzen der Gattung Manihot; sie führen jedoch gegliederte Milchsaftgefäfse. Die Gruppe der Hipomaneen enthält sehr viele Vertreter, welche einzellige Milchröhren besitzen; Ausnahmen davon bilden die Gattungen Givotia, Pausandra und Pogonophora; bei ihnen treten Sekretschläuche auf. Interessant ist ferner die Gruppe der Crotoneen, deren vier Gattungen sämtlich durch sog. Ölzellen charakterisiert sind. Dieselben fehlen nur wenigen Crotonarten, und das sind gerade solche, die ungegliederte Milchröhren besitzen. Auch für das Auftreten von Gerbstoffidioblasten und Milchsaft- resp. Sekretbehältern läfst sich vielfach ein Vikariieren erkennen. Nach Frömbling[1]), der hierüber einige Mitteilungen macht, treten Gerbstoffschläuche da an Menge zurück, wo ungegliederte Milchröhren reichlich vorhanden sind, sind jedoch überaus reichlich entwickelt, wo letztere schwach ausgebildet sind oder fehlen. Ausführlichere Angaben liegen leider hierüber nicht vor. Jedenfalls steht zu erwarten, dafs von ökologischen Gesichtspunkten geleitete Untersuchungen in dieser Richtung noch manche interessante Tatsache ans Licht bringen werden. Dasselbe gilt für die Papaveraceen, über die hier nur einige allgemeine Bemerkungen Platz finden mögen. Auch bei ihnen findet sich der Milchsaft in morphologisch verschiedenartigen Behältern, indem bei einigen Gattungen gegliederte Milchsaftgefäfse, bei anderen Milchsaftidioblasten auftreten. Beide schliefsen sich in ihrem Vorkommen gegenseitig aus, ein Beweis für ihre Ersetzbarkeit. Hervorzuheben ist noch, dafs andere Sekretorgane fehlen und auch Drüsenhaare nicht vorkommen.

Es erübrigt nun noch, auf einige Pflanzenfamilien zurückzukommen, für die die biologischen Versuche zu negativen Ergebnissen geführt haben. Das betrifft in erster Linie die Apocynaceen und Asclepiadaceen. Zwar hat sich gezeigt, dafs der mit dem Milchsaft einiger diesen Familien angehörigen Pflanzen durchtränkte Stärkekleister von den Schnecken gemieden wird, den milchsaftfreien Blättern von Rhazya orientalis und Vinca major gegenüber zeigten dagegen die Schnecken kein anderes Verhalten als gegenüber den milchsafthaltigen normalen. Sie wurden beide etwas angefressen. Berücksichtigt man, dafs die grofse Mehrzahl der Apocynaceen und Asclepiadaceen bei uns nicht einheimisch ist, somit auch der deutschen Fauna nicht angepafst sein kann, so ist das verständlich. Wenn sie hier trotzdem gedeihen, so

---

1) Frömbling, Anatomisch-systematische Untersuchung von Blatt und Achse der Crotoneen und Phyllantheen. Bot. Centralbl. 1896 I.

folgt daraus nur, dafs sie zufällig eine Konstitution besitzen, welche sie gegen die in den ungewohnten Klimaten vorhandenen atmosphärischen Einflüsse und sonstigen Gefahren, unter denen die, welche von der Tierwelt ausgehen, keine zu unterschätzende Rolle spielen, widerstandsfähig macht.[1]) Speziell bei Vinca dürften die lederartigen Blätter einen Schutz bieten. Ist nun das Vorhandensein von Milchsaft für die bei uns kultivierten Apocynaceen und Asclepiadeen vielleicht keine Existenzbedingung, so ist er es jedenfalls in ihrer Heimat, in der an Stelle unserer Schnecken, Insekten etc. andere Tiere vorkommen, die durch andere Stoffe abgeschreckt werden. Hier versprechen namentlich in den Tropen angestellte Versuche interessante Ergebnisse, welche uns vielleicht auch über die noch ganz unbekannte Bedeutung des Milchsafts der Kautschuk- und Guttaperchapflanzen Aufklärung verschaffen werden. Es ist für die Apocynaceen und Asclepiadaceen ebenfalls sehr wahrscheinlich, dafs ihr Milchsaft gegen Tierfrafs schützt, denn beide Familien entbehren sowohl ausgiebiger mechanischer Schutzmittel als auch anderer Sekretorgane. Auch Drüsenhaare fehlen im allgemeinen. Erwähnung verdient hier noch der Umstand, dafs die mit den Asclepiadaceen verwandten Gentianeen keine Milchröhren besitzen, dafür aber sehr reich an Bitterstoffen sind. Ganz ähnliches gilt für die Loganiaceen, die an stark giftigen Alkaloiden reich sind.

In gewisser Beziehung eine Sonderstellung scheinen die Campanulaceen einzunehmen. Stahl[2]) vermutet, dafs hier die ursprüngliche Bedeutung des Milchsafts, als Abwehrmittel gegen Tierfrafs zu dienen, teilweise unter Ausbildung ergiebiger mechanischer Schutzmittel verloren gegangen ist. Er legte in einem Versuche mehreren Schnecken Blätter von Campanula medium und persicifolia vor; während die ersteren vertilgt wurden, blieben die anderen infolge des Besitzes von Kieselhöckern unberührt. In Anbetracht der gleich zu berührenden Frage der Relativität der Schutzmittel ist es nicht ganz ausgeschlossen, dafs der Milchsaft auch von Campanula medium in der Natur als Abwehrmittel wirksam ist. In letzterem Falle könnten wir es dann mit einer Häufung von Schutzmitteln zu tun haben. Anderseits ist aber auch die Annahme eines nachträglichen Funktions-

1) Nach persönlicher Mitteilung des Herrn Professor Stahl ist der in unseren Gewächshäusern und Gärten im allgemeinen sehr gut gedeihende nordamerikanische Farn Camptosorus rhizophyllus Hk. nur dann kultivierbar, wenn man die Schnecken fernhält, die ihn sonst in kurzer Zeit verwüsten.

2) Pflanzen und Schnecken pag. 112 und 113.

wechsels wohl denkbar, zumal da nach Molisch[1]) der Milchsaft von C. medium eine sehr deutliche Eiweifsreaktion zeigt und süfsen Geschmack hat.

Um die Frage der Schutzmittelhäufung zu entscheiden, stellte ich mit mehreren behaarten Campanula-Arten einige Versuche an. So entfernte ich an Blättern von C. glomerata auf der einen Spreitenhälfte oben und unten die Haare, was durch Abstreichen mit dem Rasiermesser leicht möglich ist, und legte sie den Schnecken zusammen mit anderen Blättern vor, denen die Haare belassen, der Milchsaft aber durch öfteres heftiges Durchschütteln in Wasser (die Blätter wurden in Stücke geschnitten, so dafs sie an allen Seiten freie Schnittflächen hatten) ausgelaugt war. Es zeigte sich, dafs die milchsaftfreien Blätter vorgezogen wurden; die enthaarten Hälften der milchsafthaltigen Blätter wurden im allgemeinen erst nach diesen gefressen, während die normalen Blatthälften völlig unberührt blieben. Campanula grandis gegenüber zeigten die Schnecken dasselbe Verhalten. Von der normalerweise sehr stark behaarten Companula cervicaria wurden die milchsaftfreien und enthaarten Blätter in gleicher Weise bevorzugt, die normalen ebenfalls unberührt gelassen. Campanula rapunculoides, deren Blätter keine Haarbekleidung haben, zeigte schon nach kurzer Zeit sehr deutliche Unterschiede: die milchsaftfreien Blätter waren nach einigen Stunden vollständig vertilgt, während die normalen ganz unversehrt blieben. Hier scheint der Milchsaft wirksamer zu sein, da ihm keine mechanischen Schutzmittel zu Hilfe kommen können. Zum gleichen Resultate führten auch Versuche, welche in oben (pag. 187) angegebener Weise mit in Wasser aufgeschlemmter Stärke ausgeführt wurden. Ich bestrich vier Objektträger mit Stärkebrei; derselbe wurde auf Nr. 1 mit einigen Tropfen des Milchsafts von C. cervicaria (stark behaart), auf Nr. 2 mit demjenigen von C. glomerata (behaart), auf Nr. 3 mit dem von C. rapunculoides (unbehaart) vermischt; auf Nr. 4 blieb reiner Stärkebrei. Die omnivoren Schnecken (Limax agrestis) verhielten sich folgendermafsen: Auf Nr. 4 war der Stärkebrei schon nach einem halben Tag völlig vertilgt, Nr. 1, 2 und 3 waren zu dieser Zeit noch unberührt. Einen Tag später war jedoch auf Nr. 1 und 2 der Brei stark angefressen. Nr. 3 blieb unversehrt. Hieraus erhellt also ebenfalls ganz deutlich, dafs der Milchsaft von Campanula rapunculoides ein wirksameres Abwehrmittel ist. Es spricht also, wie gesagt, manches dafür, dafs wir es bei den behaarten Campanula-Arten viel-

1) Molisch, Studien über den Milch- und Schleimsaft. Jena 1901.

fach mit einer Schutzmittelhäufung zu tun haben, die den Pflanzen gewifs noch in verschiedenen anderen Richtungen Nutzen bringt.

Natürlich sind die Verhältnisse, um die es sich hier handelt (und das gilt auch für die Versuche mit den anderen Milchsaftpflanzen), nur relative. Legt man den Schnecken haarlose, milchsafthaltige Blätter von Campanula glomerata neben normalen vor, so fressen sie erstere nicht deshalb, weil sie ihnen besonders angenehm sind, sondern sie wählen von beiden das geringere Übel. Würde man ihnen aufserdem einige Scheiben süfser Carotten vorsetzen, so würden sie auch die haarlosen und die milchsaftfreien Blätter verschmähen. Hieraus folgt, dafs es stets unerläfslich ist, bei derartigen Versuchen die Bedingungen genau zu berücksichtigen. Auch in der Natur kann es sich selbstverständlich nur um solche Relativitäten handeln. Je nach der Verbreitung der pflanzenschädlichen Tiere, dem Grade ihres Hungers, der Menge der vorhandenen Nahrung usw. werden die Pflanzen einer mehr oder weniger grofsen Gefahr ausgesetzt sein und davon wird es auch abhängen, ob minder geschützte Exemplare stark unter dem Tierfrafs zu leiden haben oder nicht. Obwohl man also von Schutzmitteln im streng absoluten Sinne nicht reden kann, so geht doch deren Bedeutung so weit, dafs den Pflanzen durch ihr Vorhandensein die Existenz gewährleistet wird, vorausgesetzt natürlich, dafs nicht unvorhergesehene Verhältnisse plötzlich eintreten, denen die Pflanze durch Zuchtwahl selbstverständlich nicht angepafst sein kann. Handelt es sich um nicht zu komplizierte Fälle, so läfst sich, wie wir an den Freilandversuchen mit Euphorbien sahen, durch relativ einfache Versuche feststellen, wie ausschlaggebend die Rolle ist, die gewisse Schutzmittel für die Erhaltung des Lebens der Organismen spielen. Niemals ist jedoch zu vergessen, dafs auch da, wo wir die Tatsachen zu übersehen glauben, sicher noch eine grofse Anzahl äufserer Faktoren mit im Spiele ist, welche nur durch eine vom Experiment unterstützte genaue Naturbeobachtung unserem Verständnis wird näher gerückt werden können.

Speziell bei den behaarten Campanulaceen möchte ich noch am ehesten dazu neigen, dem Milchsaft eine gröfsere physiologische Bedeutung zuzusprechen. Sollten physiologische Versuche diese Vermutung bestätigen, so wäre damit zugleich das Auftreten der Schutzmittelhäufung plausibel gemacht, denn es ist wohl denkbar, dafs der Milchsaft, der an der Ernährung der Pflanze wesentlichen Anteil nimmt, in seiner Funktion als Schutzmittel etwas geschwächt wird, und dafs der Pflanze dafür ein Ersatz geboten werden mufs.

Zum Schlusse mögen die mitgeteilten Ergebnisse kurz zusammengefafst werden. Es läfst sich danach über die Bedeutung des Milchsafts folgendes sagen: Die von vielen Autoren den Milchröhren zugeschriebene Funktion als wichtige Organe der Leitung oder Speicherung plastischer Substanzen läfst sich weder durch die anatomischen Befunde wahrscheinlich machen, noch sind bis jetzt physiologische Versuche bekannt, welche eine solche Annahme begründen könnten. Sowohl der Ausfall der Ringelungsversuche (Ficus Carica, elastica, australis, vgl. pag. 137 ff.) als derjenige der Hungerkulturen (im Dunkeln oder in kohlensäurefreier Atmosphäre, mit Keimpflanzen von Euphorbien, Tragopogon, Vincetoxicum, Chelidonium, siehe pag. 147 ff.) spricht vielmehr gegen eine erhebliche Beteiligung des Milchsafts an der Ernährung der Pflanze. Hiermit stehen auch die Tatsachen der Chemie in Einklang, nach welchen der Gehalt an unverwertbaren Stoffwechselprodukten (Gummi, Harze, Kautschuk, Alkaloide usw.) in den Milchsäften ein ungleich höherer ist als der an sog. Nährstoffen. Die ersteren sind keine notwendigen Abfallprodukte des Stoffwechsels, sondern sie werden unter grofsem Aufwand organischen Materials gebildet. Somit ist anzunehmen, dafs sie von der Pflanze im Hinblick auf bestimmte Funktionen produziert werden. Es gibt nun in der Tat Belege für eine hervorragende ökologische Bedeutung des Milchsafts. So leistet er der Pflanze beim Verschliefsen von Wunden oft gute Dienste. Vor allem aber schützt er sie, wie experimentell gezeigt wurde, infolge des Gehaltes an giftigen, ätzenden und widrig schmeckenden Substanzen vor der Vernichtung durch Tierfrafs. Die Tatsachen der vergleichenden Anatomie (Vikariieren von Sekretgängen mit Milchsaftbehältern bei den Kompositen, von Gerbstoffschläuchen, Sekretschläuchen und Milchröhren bei den Euphorbiaceen u. v. a.) stehen mit dieser Auffassung in gutem Einklang (vgl. pag. 192—201). Auch dürfte der hohe Turgor in den Milchröhren, der bei den geringsten Verletzungen sofortiges Ausspritzen des Saftes bewirkt, als begünstigendes Moment in diesem Sinne mitwirken.

Es mufs späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, die übrigen noch unbekannten Funktionen des Milchsafts, die sicher sehr mannigfach sind, genauer zu erforschen. Dabei werden sich vielleicht auch Anhaltspunkte dafür gewinnen lassen, wie man das Auftreten der Fermente in einigen Milchsäften zu verstehen hat. Bislang wissen wir nicht, ob diese für den Gesamtstoffwechsel der Pflanze von Bedeutung sind (womit den betreffenden Milchsäften eine physiologische Funktion zuzuschreiben wäre) oder ob ihre Wirkung auf die Milch-

röhren beschränkt ist, oder endlich, was auch nicht ganz unwahrscheinlich ist, ob sie erst in dem ausgetretenen, mit der Luft in Berührung gekommenen Milchsaft irgend welche chemische Veränderungen, die möglicherweise mit den Gerinnungserscheinungen zusammenhängen, hervorrufen. Gewifs werden sich noch viele biologisch interessante Tatsachen ergeben, aber auch die physiologische Seite der Frage ist keineswegs erschöpfend behandelt und bedarf, nachdem eine vervollkommnete Methodik einwandfreie Versuche gestatten wird, noch nach mancher Richtung einer Bearbeitung.

Laboratoriumsnotizen.

Zur Demonstration positiv geotropischer Sprosse im Winter

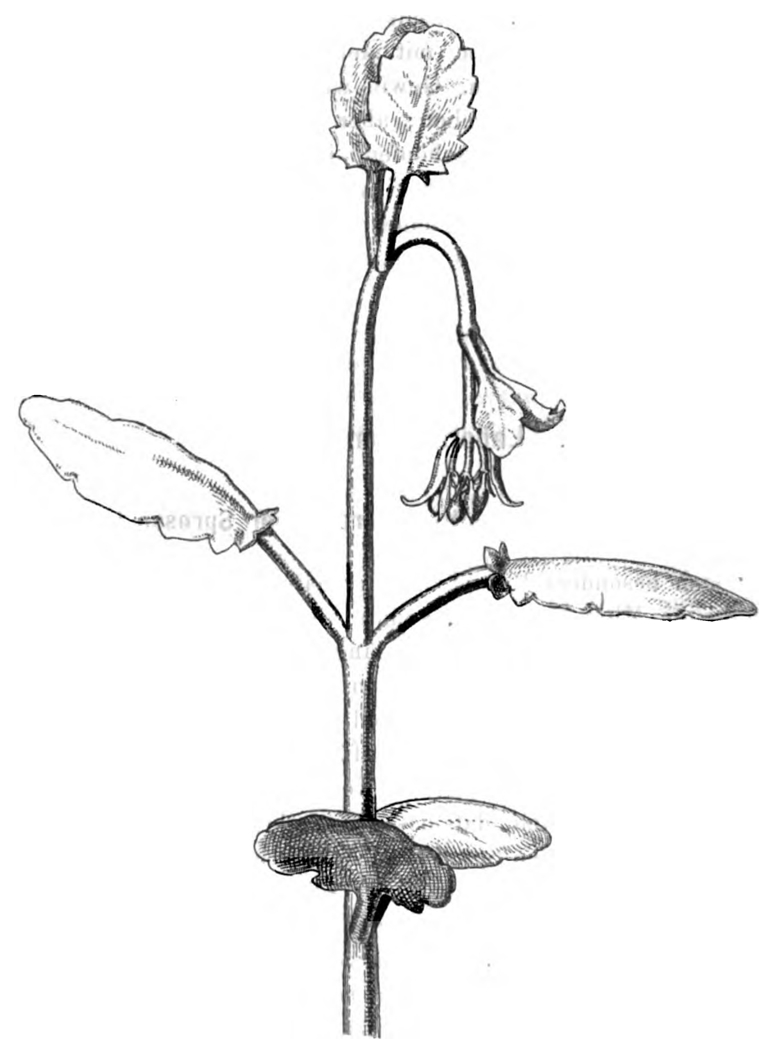
eignet sich besonders Bryophyllum crenatum. Die Pflanze blüht hier meist gegen Mitte November, könnte aber durch Kultur bei niedriger Temperatur jedenfalls auch noch länger zurückgehalten werden. Im Winter stehen in botanischen Gärten zur Demonstration positiv geotropischer oberirdischer Sprosse wohl meist nur Blüten von Cyclamen persicum und anderen Arten zur Verfügung. Diese aber sind namentlich zur Demonstration im Hörsaal wenig geeignet. Bryophyllum crenatum bietet den Vorteil, dafs das ganze obere Ende des vorher streng orthotropen beblätterten Sprosses sich umkrümmt, sobald die Bildung der terminalen Infloreseenz beginnt; schliefslich ist die Inflorescenz, wie die Abbildung pag. 206 zeigt, mit der Spitze gerade nach abwärts gerichtet. Durch Umlegen der Pflanze läfst sich leicht demonstrieren, dafs es sich um positiven Geotropismus handelt; wenn die Blüten weiter entwickelt sind, tritt die zur Aufrichtung der Inflorescenz führende „Umstimmung" ein.[1])

---

1) Beiläufig bemerkt, wie verhält sich die Statolithentheorie zu solchen Fällen spontaner geotropischer Umstimmung? Sie könnte wohl verständlich machen, dafs der positiv geotropische Sprofs sich wieder aufrichtet, wenn dann in der Zelle nach unten sinkende Statolithen vorhanden sind. Aber wie wird er negativ geotropisch? Hilfshypothesen lassen sich auch hier geben, aber zunächst bedarf es wohl genauerer Untersuchung der Vorgänge selbst.



Die Pflanze ist sehr leicht zu kultivieren (noch leichter als Br. calycinum) und auch wegen der blattbürtigen Knospen von Interesse;



Bryophyllum calycinum. Ende eines mit Blütenknospen versehenen Sprosses, nat. Gr.

sie verdient also wohl einen Platz in dem „eisernen Bestand" botanischer Gärten und Institute.

K. Goebel.

Literatur.

Schroeter, C., Das Pflanzenleben der Alpen, eine Schilderung der Hochgebirgsflora. 1. Lieferung. Zürich, Albert Raastein. 1904. Preis 2,80 Mk.

Unter Mitwirkung seiner ehemaligen Schüler A. Günthart in Barmen, Marie Jerosch in Zürich und Paul Vogler in St. Gallen will der Verf. eine eingehende Schilderung der Hochgebirgsflora geben. Das schon seit längerer Zeit angekündigte Werk stellt eine wertvolle Ergänzung zu dem prächtigen Pflanzenleben der Schweiz von Dr. Christ dar. Seit dem Erscheinen dieses klassischen Buches (1882) hat die wissenschaftliche Durchforschung der alpinen Flora nach den verschiedensten Richtungen hin bedeutende Fortschritte gemacht. Eine grofse Reihe von biologischen und floristisch-systematischen Arbeiten, zahlreiche Monographien einzelner Talschaften, viele Studien über Formationen und pflanzengeographische Gliederung, sowie interessante Arbeiten über die Geschichte und Herkunft der Alpenflora sind in den letzten Jahren vor allem in der Schweiz und in Österreich entstanden. Um so mehr zu begrüfsen ist es deshalb, dafs der Verf. sich an die grofse Aufgabe heranmachte, diese zahlreichen Spezialarbeiten auf möglichst breiter Basis im Zusammenhange zu verarbeiten. Schroeter fafst die Hochgebirgsflora nicht im geographischen Sinne auf, sondern er versteht darunter die alpine Flora der Alpen, deren Vertreter ihre Lebensbedingungen vorzugsweise oder ausschliefslich in der baumlosen Region der Gebirge finden. Das bringt dann allerdings mit sich, dafs verschiedene in den Alpen sonst weit verbreitete und für sie zum Teil sehr charakteristische Arten unberücksichtigt bleiben mufsten, wie dies z. B. für die Arve oder Zirbe (Pinus cembra) zutrifft. In erster Linie hält der Verf. sich an die schweizerichen Verhältnisse, doch werden auch die wichtigsten Tatsachen aus den übrigen Alpengebieten berücksichtigt.

Die ersten Kapitel behandeln die Stellung der alpinen Flora in der Gesamtvegetation der Alpen sowie die verschiedenen Ursachen der alpinen Baumgrenze. Hier unterscheidet er zunächst zwei Hauptgruppen, nämlich natürliche und wirtschaftliche Grenzen. Zu der ersten Gruppe gehören die klimatischen Grenzen, nämlich die Abnahme der Temperatur, zu kurze Vegetationszeit, Spätfröste bei mangelndem Schneeschutz, starke Windwirkung usw., dann auch die orographischen und ökologischen Grenzen. Daran schliefsen sich interessante Bemerkungen über die ehemalige Baumgrenze. Zur Feststellung der früheren oberen Baumgrenze schlägt der Verf. nämlich vor, ähnlich wie dies auch Flahault und Eblin ausgesprochen haben, die den Wald begleitenden Unterholzpflanzen, wie z. B. die Alpenrose, die Grünerle, den Mehlbeerbaum, den Traubenholunder, die Alpen-Lonicere usw. als indirekte Beweise für eine ehemalige Baumvegetation anzusehen. Denn für die Praxis des Gebirgsförsters sind die ehemaligen Grenzen ein wichtiger Fingerzeig für eine eventuelle Wiederbewaldung. Der zweite gröfsere Abschnitt behandelt die natürlichen Bedingungen der alpinen Region, nämlich das Alpenklima, den Boden, die Standorte und die Pflanzengesellschaften. Der dritte Abschnitt umfafst die Hauptrepräsentanten der Hochgebirgsflora. In dieser ersten Lieferung werden zunächst die Holzpflanzen der alpinen Region besprochen, näm-

lich die beiden Coniferen, die Bergföhre (Pinus montana Mill.) mit ihren verschiedenen Formen und der Zwergwachholder (Juniperus communis L. var. nana Willd.), ferner die Berg- oder Grünerle (Alnus viridis DC.) und die heidekrautartigen Gewächse incl. Rauschbeere (Empetrum nigrum). Bei jeder Art bespricht der Verf. in ausführlicher Weise ihren systematischen Charakter, die Wuchsformen, Varietäten, Abarten, die Verbreitung, die Begleitpflanzen, die Herkunft und Geschichte, die Volksnamen, die Feinde und Schädlinge, die wirtschaftliche Bedeutung usw. Bei den vorgeschobenen Posten der Alpenrose vermissen wir einige bekannte Vorkommnisse im württembergischen und bayerischen Algäu [vgl. hierüber Kirchner und Eichler, Exkursionsflora für Württemberg und Hohenzollern (1900) pag. 291, Ade, Flora des bayerischen Bodenseegebietes in „Berichte" der Bayer. Bot. Ges. Bd. VIII Abt. II (1902) pag. 61 und 119], sowie den niedrigen Standort der behaarten Alpenrose bei Wasserburg gegenüber dem Kloster Gaars in der bayerischen Hochebene [vgl. Sendtner, Vegetationsverhältnisse Südbayerns (1854) pag. 821]. Ebenso ist auf pag. 98 „Paschlisgipfel" unrichtigerweise als „Pankligsgipfel" angegeben. Diese wenigen, mehr beiläufigen Bemerkungen sollen selbstredend dem ebenso interessanten wie ansprechenden Buche nicht den geringsten Eintrag tun. Schroeter ist bekanntlich schon seit Jahrzehnten mit den Alpen in innigster Fühlung und hat selbst schon eine Reihe von lehrreichen, teils streng wissenschaftlichen, teils mehr praktischen Arbeiten über die Flora der Alpen, über Alpwirtschaft, über die schweizerischen Alpenwiesen usw. veröffentlicht. Zudem ist das Werk in einer äufserst ansprechenden Sprache geschrieben, so dafs es jedem Pflanzen- und Naturfreunde, der für die Kinder der Alpenflora, „die sich so mit dem Gedanken an reine und edle Genüsse verknüpfen", bestens empfohlen werden darf. Eine grofse Zahl von Vegetationsbildern und Abbildungen, zum grofsen Teil nach Originalzeichnungen, tragen wesentlich zur Veranschaulichung des Textes bei.

Eberwein, Rich. und v. Hayek, Aug., Die Vegetationsverhältnisse von Schladming in Obersteiermark. Abhandl. der k. k. zoolog.-botan. Gesellschaft in Wien Bd. II Heft 3. 1904.

Diese Studie liefert einen ersten Beitrag zu der von der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien in Angriff genommenen pflanzengeographischen Aufnahme Österreichs. Eine farbige Karte gibt uns ein Bild von den verschiedenen in diesem Gebiete vorkommenden Formationen.

Gottlieb-Tannenhain v., Paul, Studien über die Formen der Gattung Galanthus. Abhandl. der k. k. zoolog.-botan. Gesellschaft in Wien Bd. II Heft 4. 1904.

In dieser 95 Seiten starken Arbeit bespricht der Verf. die südeuropäisch-westasiatische Gattung Galanthus in eingehender Weise. Er unterscheidet nur vier Arten, von denen Galanthus nivalis in acht Subspezies gegliedert wird. Interessante blütenbiologische, entwicklungsgeschichtliche und anatomische Ausblicke erhöhen den Wert dieser in erster Linie systematischen Arbeit, der auch zwei Tafeln und eine Verbreitungskarte beigegeben sind, recht bedeutend. Hegi.

Handbuch der Laubholzkunde. Charakteristik der in Mitteleuropa heimischen und im Freien angepflanzten angiospermen Gehölzarten und Formen mit Ausschlufs der Bambuseen und Kakteen. Von **Camillo Karl Schneider.** Mit 95 Abbildungen im Text. Erste und

zweite Lieferung. Verlag von Gustav Fischer in Jena. 1904. Preis je 4 Mk.

Das Werk, dessen zwei erste Lieferungen hier vorliegen, legt ein besonderes Gewicht darauf, die Formenkreise der Laubhölzer eingehend zu besprechen und zu versuchen, die „Gartenformen" nach ihrem wirklichen systematischen Werte einzuordnen. Es ist dies ein ebenso schwieriges als dankenswertes Unternehmen, das gerade jetzt, wo die Mutationsfrage im Vordergrund steht, auch für andere als die speziellen Dendrologen von Bedeutung ist. Inwieweit es dem Verf. überall gelungen ist, seine Aufgabe zu lösen, mufs der Beurteilung der Sachverständigen überlassen werden. Hervorzuheben ist aber besonders die reiche Ausstattung mit vortrefflichen Abbildungen, welche das Werk unentbehrlich machen für jeden, der sich mit Gehölzen beschäftigt.

Der praktische Gemüsesamenbau. Zugleich Anleitung zur Beurteilung und zum Erkennen der Gemüsepflanzen. Von **E. Grefs.** Mit 3 Abbildungen im Text und 185 Samenbildern auf 4 Lichtdrucktafeln. Frankfurt a. O., Druck und Verlag der Kgl. Hofbuchdruckerei Trowitzsch & Sohn. 1904.

Das Buch dient zwar, wie der Titel sagt, vorwiegend praktischen Zwecken. Aber das Studium der Kulturpflanzen ist ja auch in theoretischer Hinsicht so wichtig, dafs ein offenbar mit grofser Sachkenntnis gearbeitetes Buch wie das vorliegende auch für den Botaniker von Interesse ist. Für die zweite Auflage wäre wohl die Ausmerzung einiger Austriacismen zu empfehlen. Was z. B. eine „schüttere" Aussaat bedeutet, wird man in Norddeutschland kaum verstehen.

Die europäischen Laubmoose, beschrieben und gezeichnet von **G. Roth.** 6.—9. Lieferung. Leipzig, Verlag von W. Engelmann. 1904. Preis je 4 Mk.

Vom zweiten Bande des früher wiederholt angezeigten Werkes sind schon vier Lieferungen erschienen, welche mit den Bryaceen beginnen und bis zu den Amblystegiaceen gelangen. Das Werk schreitet also rüstig vorwärts. Zu Buxbaumia (pag. 278) sei bemerkt, dafs diese Gattung kein „blattartiges Protonema" besitzt (die betreffende Abbildung stellt ein abgelöstes Blatt einer weiblichen Pflanze vor, aus welchem Protonemafäden entspringen) und dafs die „Verdickungsschicht der Kapselmembran" bei B. indusiata die Cuticula ist. Sehr erwünscht wären Angaben über die Blütezeit gewesen, welche für eine Anzahl deutscher Moose neuerdings durch Grimme untersucht worden ist. Vielleicht entschliefst sich der Verf. des verdienstlichen Werkes, die allzukurzen Angaben, welche er im I. Teil pag. 58 gemacht hat, in einem Nachtrag noch zu ergänzen.

Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie von **H. Molisch.** Mit 2 Tafeln und 14 Textfiguren. Jena, Verlag von Gustav Fischer. Preis 6 Mk.

Der Verf., welchem wir bekanntlich wertvolle Untersuchungen über Leuchtbakterien verdanken, hat, gestützt auf sorgfältige Literaturstudien und eigene Untersuchungen, eine zusammenhängende Darstellung unserer derzeitigen Kenntnisse über Lichtentwicklung bei Pflanzen gegeben. Die Behandlung des Inhaltes wird aus den Kapitelüberschriften hervorgehen: I. Gibt es leuchtende Algen?

II. Über das Leuchten der Peridineen. III. Das Leuchten der Pilze. IV. Das Leuchten und die Entwicklung der Leuchtbakterien in Abhängigkeit von verschiedenen Salzen und der Temperatur. V. Ernährung, Leuchten und Wachstum. VI. Über das Wesen des Leuchtprozesses bei den Pflanzen. VII. Die Eigenschaften des Pilzlichtes. VIII. Über angebliche Lichterscheinungen bei Phanerogamen.

Das interessante Werk wird auch weiteren Kreisen willkommen sein, da es Fragen erörtert und fördert, welche für jeden Biologen von Bedeutung sind.

Hilfsbuch für das Sammeln und Präparieren der niederen Kryptogamen mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse in den Tropen. Von **G. Lindau.** Berlin, Verlag von Gebr. Borntraeger. 1904. Preis 1,50 Mk.

Das kleine auf Exkursionen leicht in der Tasche mitzuführende Schriftchen soll dem Anfänger Anweisungen zum Einsammeln und Präparieren von Kryptogamen geben. Es erfüllt, wie eine Durchsicht zeigt, offenbar seinen Zweck. In einer zweiten Auflage dürfte sich die Anführung einiger Bestimmungsliteratur empfehlen, obwohl solche ja für Tropengebiete eigentlich nur für Buitenzorg vorliegt. Da aber die in den Tropen Sammelnden doch meist in der Heimat vorgeschult sind, würde ihnen namentlich für letztere wohl die Angabe einiger Bestimmungswerke erwünscht sein.

Dr. P. Esser, Das Pflanzenmaterial für den botanischen Unterricht. I. Teil. Anzucht, Vermehrung und Kultur der Pflanzen. Verlag von J. P. Bachem, Köln. Zweite Auflage. Preis geb. 3,20 Mk.

Der Verf., welcher den botanischen Garten der Stadt Köln leitet, gibt in seinem Buche Anweisungen, wie das botanische Unterrichtsmaterial für Schulen, namentlich auch solche, welche Schulgärten besitzen, zu beschaffen und zu kultivieren ist. Er kann sich dabei auf praktische Erfahrung stützen, was dem Buche sehr zugute kommt. Das praktische Buch dürfte nicht nur für Lehrer, sondern auch für Gartengehilfen in botanischen Gärten von Nutzen sein.

Flore analytique et synoptique de l'Algérie et de la Tunisie. Par **Batrandier** et **Trabut,** professeurs à l'école de médecine et de pharmacie d'Alger. Alger 1904.

Es ist mit besonderem Danke zu begrüfsen, dafs die um die Kenntnis der so reichen und interessanten Flora Algiers hochverdienten Verfasser sich entschlossen haben, eine Taschenflora ihres Gebietes zu bearbeiten. Sie bietet eine kurze Übersicht der Flora des französischen Nordafrika und wird jedem Besucher dieses für den Botaniker interessantesten Teiles des aufsereuropäischen Mittelmeergebietes von grofsem Werte sein.

The teaching of biology in the secondary school. By **Francis E. Lloyd** and **Maurice A. Bigelow.** Longmans, Green and Co., London and New-York 1904.

In Amerika spielt die Biologie beim Schulunterricht eine ganz andere Rolle als in Deutschland — in den bayerischen Gymnasien z. B. wird Botanik und Zoologie in den unteren Klassen zwar in homöopathischen Dosen verabreicht, aber nicht etwa von Lehrern, welche Botanik und Zoologie studiert haben, sondern von irgend einem Philologen! Diese Rückständigkeit kommt besonders zum Bewufst-

sein durch Bücher wie das vorliegende oder Ganongs früher schon erschienenes treffliches Werk „The teaching botanist". Diese Bücher beschäftigen sich speziell mit der botanischen Unterrichtsmethode. F. E. Lloyd, welcher den botanischen Teil des vorliegenden Buches bearbeitet hat, bespricht auf Grund eigener Erfahrung in der Lehrtätigkeit und in der biologischen Ausbildung von Lehrern an der Columbia-University in klarer und anregender Weise folgende Gegenstände: Der Wert der Naturwissenschaften, speziell der Biologie bei der Erziehung; Naturstudium; der Wert der Botanik für höhere Schulen; mafsgebende Grundsätze für den Inhalt eines botanischen Lehrgangs; die verschiedenen Typen botanischer Lehrgänge; Bedeutung allgemein pädagogischer Methoden beim botanischen Unterricht; für den Unterricht wichtige allgemeine botanische Grundsätze; Einzelbesprechung des botanischen Lehrkurses für Mittelschulen (der amerikanischen „high school" dürften etwa unsere Realschulen entsprechen); das Laboratorium, seine Ausstattung, Material für Untersuchung und Demonstration; botanische Literatur für Lehrer und Lernende.

Das Buch (dessen zoologischer Teil hier nicht zu besprechen ist) wird ohne Zweifel sehr nützlich wirken, da es nicht nur mit grofser Sachkenntnis, sondern auch mit Wärme geschrieben ist. Wie anders könnte sich gegenüber dem jetzigen Zustand der botanische Unterricht auf Universitäten gestalten, wenn die Studierenden auf den Mittelschulen einen biologischen Unterricht genossen hätten, wie ihn dies Buch anstrebt!

Das Mikroskop und seine Anwendung. Handbuch der praktischen Mikroskopie und Anleitung zu mikroskopischen Untersuchungen. Von **H. Hager,** nach dessen Tode vollständig umgearbeitet und in Gemeinschaft mit O. Appel, G. Brandes, P. Stolper neu herausgegeben von C. Mez. Neunte, stark vermehrte Auflage. Mit 401 Figuren. Berlin, Verlag von J. Springer. 1904.

Der Zweck des Buches ist aus dem Titel ersichtlich. Es gibt zunächst eine Beschreibung des Mikroskops und geht dann über zur Besprechung mikroskopischer Objekte und zwar hauptsächlich solcher, die von Pflanzen und Tieren stammen, stets mit Rücksicht auf die Praxis. Die Darstellung ist klar und durch zahlreiche zweckmäfsige Abbildungen erläutert; das Buch ist deshalb nicht nur den Praktikern zu empfehlen, sondern auch Botanikern, welche sich über die Fragen der angewandten Mikroskopie unterrichten wollen, die ja gelegentlich auch an den herantreten, dessen Untersuchungen sonst rein theoretischen Problemen zugewandt sind.

Morphologie und Biologie der Algen. Von **Friedr. Oltmanns.** Erster Band. Spezieller Teil. Mit 3 farbigen und 473 schwarzen Abbildungen im Text. Jena, Verlag von G. Fischer. 1904. Preis 20 Mk.

Im Vorwort sagt der Verf.: „Seit Falkenberg im Jahre 1882 zusammenfafste, was man damals von Algen wufste, ist eine von allgemeinen Gesichtspunkten ausgehende Bearbeitung der ganzen Algengruppe nicht mehr veröffentlicht worden. Wenn nun auch Engler und Prantls „Natürliche Pflanzenfamilien" als Nachschlagewerk für die Algen sehr wertvoll sind, so glaubte ich doch unter den obwaltenden Umständen die Bearbeitung einer neuen allgemein gehaltenen Morphologie und Biologie der Algen wagen zu dürfen. Das, was ich im Laufe mancher Jahre im Laboratorium sowohl als auch am Wasser selber gesehen, wollte ich

mit dem Material, welches zahlreiche Forscher während vieler Jahrzehnte erarbeitet,[1]) zu einem einheitlichen Ganzen zusammenschweifsen. Ursprünglich war nur ein kurzes Lehrbuch geplant, aber die Menge des Stoffes liefs das Ganze zu einem Handbuch anschwellen, das ich in zwei Teile zerlegen mufste. Der erste Band, welcher hier vorliegt, behandelt die einzelnen Familien, der zweite kleinere die allgemeinen Fragen; ich hoffe letzteren im nächsten Frühjahr erscheinen lassen zu können."

Wenn damit die Ziele des Buches bezeichnet sind, so ist es in einer Anzeige des Werkes wohl nur für den der Algologie Fernstehenden erforderlich hinzuzufügen, dafs der Verf. seine Aufgabe in ganz vortrefflicher Weihe gelöst hat. Ein ungemein reiches Material ist in klarer, kritischer und dabei objektiver — in manchen Wendungen an de Barys Stil erinnender — Darstellung verarbeitet; besonders wertvoll ist auch die grofse Anzahl schöner Abbildungen, unter denen manche Originale, andere teilweise schwer zugänglichen Werken entnommen sind. Das Buch ist für jeden Botaniker unentbehrlich; mit Interesse wird man den zweiten Teil, welcher die allgemeinen Fragen behandeln soll, erwarten.

Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik und Einführung in die mikroskopische Technik. Von **Eduard Strasburger.** Fünfte umgearbeitete Auflage. Mit 128 Holzschnitten. Jena, Verlag von G. Fischer. 1904. Preis brosch. 6 Mk., geb. 7 Mk.

Wenn von einem so allbekannten und längst bewährten Buche wie das vorliegende eine neue Auflage erscheint, so genügt hier ein kurzer Hinweis darauf; möge es noch oft in neuer Gestalt erscheinen.

K. G.

Berichtigungen

zu der Abhandlung von K. Reiche, Bau und Leben der chilenischen Loranthacee Phrygilanthus (Flora 93 Bd. 1904 pag. 171—297).

pag. 283 Zeile 5 von unten: Der nördlichste Standort ist Chañarcillo in der Provinz Atacama, etwa 27° 45′ l. m.

pag. 289 Zeile 15 von oben: Lies Kappe statt Klappe.

pag. 293 Zeile 8 von unten: Lies Flecken statt Flocken.

---

1) Ist wohl ein Druckfehler statt verarbeitet; erarbeiten, d. h. durch Arbeit gewinnen, kann man ein Resultat, verarbeiten oder bearbeiten ein Material. Ref.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL
Professor der Botanik in München.

94. BAND. JAHRGANG 1905.

Heft II mit 2 Tafeln, einer eingehefteten Tabelle und 38 Textfiguren.

Erschienen am 14. Februar 1905.

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1905.

Bemerkung.

Das Honorar beträgt **25** Mk. pro Druckbogen, für die Literaturbesprechungen 30 Mk. Die Mitarbeiter erhalten 30 Sonderabdrücke kostenfrei. Wird eine gröfsere Anzahl gewünscht, so werden für Druck und Papier berechnet:

Für	10	Exemplare	pro	Druckbogen	Mk.	1.20;	pro	einfarb.	einfache	Tafel	Mk.	—.30
„	20	„	„	„	„	2.50	„	„	„	„	„	—.60
„	30	„	„	„	„	3.80	„	„	„	„	„	—.90
„	40	„	„	„	„	5.—	„	„	„	„	„	1.20
„	50	„	„	„	„	6.50	„	„	„	„	„	1.50
„	60	„	„	„	„	8.—	„	„	„	„	„	2.—
„	70	„	„	„	„	9.20	„	„	„	„	„	2.50
„	80	„	„	„	„	10.50	„	„	„	„	„	3.—
„	90	„	„	„	„	11.50	„	„	„	„	„	3.50
„	100	„	„	„	„	13.50	„	„	„	„	„	4.—

Dissertationen und Abhandlungen systematischen Inhalts werden nicht honoriert; für solche, die umfangreicher als 4 Bogen sind, werden nur 4 Bogen honoriert. Die Kosten für Abbildungen und Tafeln hat bei Dissertationen der Verfasser zu tragen. Da bei diesen von der Verlagshandlung nur die Herstellungskosten berechnet werden, so mufs dieselbe Barzahlung nach Empfang zur Voraussetzung machen. Bei fremdsprachlichen Manuskripten hat der Verfasser die Kosten der Übersetzung zu tragen. Korrekturentschädigungen, die von der Druckerei für nicht verschuldete Korrekturen in Anrechnung gebracht werden, fallen dem Verfasser zur Last. Die Zahlung der Honorare erfolgt nach Abschlufs eines Bandes.

Der Bezugspreis eines Bandes beträgt 20 Mark. Jedes Jahr erscheint ein Band im Umfang von mindestens 30 Druckbogen und zahlreichen Tafeln in 3 bis 5 Heften. Nach Bedürfnis schliefsen sich an die Jahrgänge Ergänzungsbände an, welche besonders berechnet werden.

Manuskripte und Literatur für die „Flora" sind an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. Goebel in **München**, Luisenstrafse 27/II, zu senden, Korrekturen an die Druckerei von Val. Höfling, München, Lämmerstrafse 1. Alle geschäftlichen Anfragen etc. sind an die unterzeichnete Verlagshandlung zu richten.

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung
Marburg (Hessen-Nassau).

Über den Bau und die Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage.

Von P. Konrad Lötscher, O. S. B.

Hierzu Tafel I und II.

Einleitung.

Die Antipoden oder Gegenfüfslerzellen erhielten seinerzeit diesen Namen von ihrer dem Eiapparat diametral entgegengesetzten Stellung im Embryosack der Angiospermen. Die inzwischen bekannt gewordenen, keineswegs seltenen Fälle, in welchen diese Zellen gerade zur Zeit ihrer stärksten Entwicklung nicht mehr diese Stellung einnehmen, könnten das Beibehalten dieses Namens als unberechtigt erscheinen lassen. In ihrer Entwicklungsgeschichte und in ihrem vegetativen Verhalten zeigen sie aber so allgemein eine dem Eiapparat entgegengesetzte Polarität, dafs dieser Name nicht blofs historisch, sondern auch sachlich begründet ist.

Seit Hofmeisters grundlegenden Untersuchungen sind die Antipoden morphologisch immer besser bekannt geworden, insbesondere hat Strasburger ihre Entwicklungsgeschichte klargelegt. Dagegen hat die Frage nach ihrer physiologischen Bedeutung, nachdem eine solche aus mehr theoretischen Gründen lange Zeit einfach abgelehnt wurde, erst durch Westermaier (31) eine erfolgreiche Behandlung erfahren. Seither haben verschiedene Autoren, die in ihren embryologischen Forschungen wieder mehr die Physiologie berücksichtigten, für eine Reihe von Fällen Westermaiers Anschauungen bestätigt. Von solchen Forschern erwähne ich: Osterwalder (23), Goldflus (9), Campbell (4,5), Rosenberg (25), Lloyd (22) und Ikeda (20) mit ihren Spezialarbeiten. Zusammenfassend nehmen Areschoug (1, pag. 4) und Goebel (8, pag. 804) die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden, wenigstens bei besonderer Ausbildung, als sicher an und äufsern auch über die Art der Funktion ihre Vermutungen.

Im allgemeinen mufste die anatomisch-physiologische Forschung zur Einsicht führen, dafs ein so konstant auftretender, oft sehr auffälliger und voluminöser Apparat in nächster Nähe des Embryo für diesen selbst nicht ohne Bedeutung sein könne. Ist eine solche für stark entwickelte Antipoden auch bereits vielfach nach-

gewiesen und anerkannt, so glaubte man mancherseits, z. B. Strasburger (27, pag. 310 f.), für wenig entwickelte Antipoden von einer physiologischen Betrachtungsweise absehen zu können. Wenn man aber auch mit Strasburger (l. c.) „die im Embryosack der Angiospermen sich abspielenden Vorgänge“ als „zertheilte (fraktionirte) Prothalliumbildung“ auffafst mit „Arbeitstheilung zwischen den wenigen Zellen, beziehungsweise Kernen der ersten Prothalliumanlage“, so ist doch, auch von diesem vergleichend morphologischen Standpunkte aus, zu vermuten, dafs diese Arbeitsteilung sich nicht nur auf die stark ausgebildeten, sondern auf alle Formen der Antipoden bezieht; denn eine Grenze, wo ihre rein morphologische Bedeutung aufhört und die ernährungsphysiologische anfängt, ist wohl schwer anzugeben. Daran knüpft sich der weitere Gedanke, dafs den verschiedenen Entwicklungsstufen der Antipoden auch eine verschiedene funktionelle Bedeutung zukommt.

Zur Lösung dieser Fragen will die vorliegende Arbeit einen Beitrag liefern. Sie behandelt auf Grund eigener Untersuchungen und mit Verwertung der erreichbaren Literatur die Antipoden im allgemeinen nach ihren verschiedenen Ausbildungsweisen und ihren Beziehungen zu den Verhältnissen und Vorgängen in- und aufserhalb des Embryosackes. Die Antipoden scheide ich nach dem Grade ihrer morphologischen Differenzierung in folgende drei Gruppen aus:

I. die Antipoden als nackte Protoplasten oder lose Zellen,
II. die Antipoden als rundlicher Zellkomplex,
III. die Antipoden als Einzelzellen oder Zellkomplex von langgestreckter Gestalt.

Darnach zerfällt die Arbeit in drei Teile; von diesen behandelt jeder:

A. die Struktur und Funktion des betreffenden Antipodentypus im allgemeinen,
B. die verschiedenen Modifikationen dieses Typus und seine Kombinationen mit den andern Typen,
C. die Beziehungen zwischen den Antipoden und den andern Organen der Samenanlage.

I. Die Antipoden als nackte Protoplasten oder lose Zellen.

A.

In diesen Typus fasse ich alle jene Fälle zusammen, in welchen die als Antipoden bezeichneten Teilungsprodukte des primären Embryosackinhaltes sich nicht zu einem bestimmt geformten Zellkomplex

differenziert haben. Mit dieser Einschränkung können die Antipodenkerne in einer Plasmaansammlung liegen, die sich um die Gesamtheit oder um jeden einzelnen derselben mehr der weniger abgrenzt, jedoch ohne Membranbildung, so dafs sie zusammen mit dem sie umgebenden Plasma als nackte Protoplasten zu bezeichnen sind. Auch jene Fälle, in welchen diese nackten Protoplasten Membranen bilden und somit zu geschlossenen Zellen werden, aber nicht zu einem einheitlichen Komplex sich zusammenfügen, gehören hieher als lose Zellen.

Die Betrachtung der mit dem eben abgegrenzten Antipodentypus auftretenden Verhältnisse und die Würdigung einiger allgemeinen Gesichtspunkte wird zu dem Schlusse führen, dafs wir es hier mit einem physiologisch eigentümlich tätigen Apparate zu tun haben. Der Mangel einer stärkeren Differenzierung der Antipoden selbst, die direkt auf eine bestimmte Tätigkeit derselben hinweisen würde, macht diesen indirekten Weg zur Ermittlung ihrer Funktion notwendig.

Als erstes Beispiel wähle ich die in anderer Beziehung schon oft und gründlich untersuchte *Capsella bursa pastoris*. Wie bereits Guignard (11, pag. 167, Fig. 90—101) dartut, erfolgt hier das Wachstum des Embryosackes schon sehr früh auf Kosten des umgebenden Nucellus. Wenn nach dem dritten Teilungsstadium des primären Embryosackkerns in jedem Ende des schon ziemlich gebogenen Embryosacks vier Kerne vorhanden sind, liegt dieser schon überall dem inneren Integumente an, mit Ausnahme seines unteren, dem Nucellusrest aufliegenden Endes. Der untere Teil dieses Nucellusrestes tritt schon in diesem Stadium durch stärkere und widerstandsfähigere Membranen hervor und bildet die Anlage jenes Gewebepfostens, der später eine Zeitlang, dem Chlorophyllgehalt und den grofsen Kernen nach zu schliefsen, assimilierend und stoffleitend tätig ist (Fig. 1). Beim Vorrücken des Embryos in diese Region wird er dann auch aufgezehrt. Das Wachstum des Embryosackes nimmt nach Konstituierung des Ei- und Antipodenapparates seinen Fortgang nach der Chalaza hin, bis der eben genannte Gewebepfosten erreicht ist (Fig. 2). Die Antipodenkerne befinden sich währenddessen als freie Kerne neben einander in der Plasmamasse und liegen dem Chalazaende des Embryosackes dicht an. Als kugelige Zellen mit irgendwie deutlicher Membran, wie Guignard (l. c.) sie abbildet, sah ich sie bei *Capsella* nie, wohl aber bei *Raphanus raphanistrum* (Fig. 4). Sie bleiben verschieden lang erhalten. In einem Falle (Fig. 2) zeigten sich über dem Gewebepfosten drei kugelige Plasmamassen mit Kernen, sicherlich die Antipoden, während bereits die Embryoanlage aus 4—5 hintereinander

liegenden Zellen bestand. Im allgemeinen scheinen sie bis zur Endospermbildung und bis zum Vorrücken des Embryosackes zum Gewebepfosten auszuhalten.

Jene Verhältnisse und Veränderungen nun, welche in dem geschilderten Entwicklungsgang für unsere Frage besonders in Betracht kommen und auch bei andern untersuchten *Cruciferen,* wie *Raphanus raphanistrum* (Fig. 3—5), *Alliaria officinalis,* einer *Arabis-* und *Iberis-*Spezies ohne Ausnahme auftreten, fasse ich in den Satz zusammen: Das Wachstum und die Inhaltsbereicherung des Embryosackes erfolgt hier durch Auflösung des Nucellus, anfangs während der bekannten ersten Teilungsstadien allseitig, später nur mehr am Chalazaende des Embryosackes, bis der Nucellus schliefslich bei der Endosperm- und Embryoentwicklung vollständig aufgezehrt ist.

Das erste Wachstum der Makrospore auf Kosten des Nucellus und die Auflösung des Nucellus selbst ist unbedingt der Tätigkeit des lebenden Protoplasten der Makrospore zuzuschreiben. Nimmt aber das Wachstum des Embryosackes nach Anlage des Ei- und Antipodenapparates seinen Fortgang und zwar hauptsächlich am Chalazaende des Embryosackes, so sind für diese Vorgänge in dieser Region während einer gewissen Periode keine anderen Agentien vorhanden als die Antipoden. Diese aber entsprechen durch ihre Lage und ihre Konstitution vollständig den Vorstellungen, die wir uns für eine aktive Beteiligung derselben bei derartigen Vorgängen machen müssen. Denn einerseits wissen wir, dafs das Wachstum einer Membran, das zudem noch ein so bedeutendes ist wie hier, nur im Kontakt mit dem lebenden Plasma erfolgt und dafs meistens, wie Haberlandt (16, pag. 104) nachgewiesen hat, „am Orte bevorzugten Wachstums eine gröfsere Plasmaansammlung zu beobachten ist und dafs in derselben der Kern sich befindet“. Bei dem fraglichen bedeutenden Wachstum des Embryosackes ist also die an dieser Stelle befindliche Plasmaansammlung mit ihren drei Kernen, d. h. der Antipodenapparat, sehr wahrscheinlich aktiv beteiligt. Für die Resorption des darunter liegenden Nucellus ist die Absonderung von auflösenden Enzymen nötig. Der Herd ihrer Bildung, die dem Plasma zukommt und wobei, wie Rosenberg (24, pag. 87) für die *Drosera*-Tentakel nachgewiesen hat, auch der Kern beteiligt ist, kann nur die Antipodenmasse sein; denn sie liegt der Resorptionszone unmittelbar an und weist an Kern- und Plasmamasse eine hinlängliche Menge auf.

Inwieweit die durch die Nucellusresorption frei gewordenen Stoffe durch die Antipoden verändert werden, ist nicht zu ermitteln;

wenigstens deuten keine Anzeichen, wie es bei anderen typischen Ausbildungen der Fall ist, auf eine verarbeitende Tätigkeit der Antipoden hin. Entweder geht dieses Material sofort oder erst später bei der Auflösung der Antipoden mit ihnen zusammen in den Embryosackinhalt über.

Was die Ursachen der schliefslichen Auflösung der Antipoden betrifft, so scheint mir aus den Verhältnissen bei *Capsella* und bei anderen Pflanzen hervorzugehen, dafs das sich entwickelnde Endosperm die Antipodenmasse resorbiert.

Von allmählichem Verschwinden der Antipoden zur Zeit der Befruchtung oder Endospermbildung ist in vielen hieher gehörigen Fällen die Rede in den Arbeiten von Balicka-Iwanowska (2, pag. 49, 59, 62), Billings (3, pag. 6, 19, 26, 28, 47, 55, 58), Guignard (10, pag. 141). Der Ansicht, dafs dieses Verhalten physiologisch bedeutungslos sei, kann ich aus zwei Gründen nicht zustimmen.

Erstens ist dieses Verschwinden der Antipoden keineswegs ein Aufgehen derselben in nichts, sondern ein Übergehen in den übrigen Embryosackinhalt, der dadurch einen gewissen Zuwachs erhält. Bei den in Betracht fallenden Stadien bilden aber die Antipoden durch ihren Kern- und Plasmagehalt im Vergleich zum sonstigen Embryosackinhalt einen sehr namhaften Teil desselben. Wenn demnach — was an sich denkbar und nicht ohne tatsächlichen Hintergrund ist — die Antipoden in bestimmten Fällen nur dazu da wären, um mit ihrem Material den für die Keimanlage im Embryosack aufgespeicherten Nahrungsvorrat zu vermehren, so ist ihre Funktion schon bedeutend genug, um ihre Bildung und zugleich ihr Stehenbleiben auf der untersten Differenzierungsstufe zu erklären.

Zweitens sind die Antipoden lebende Protoplasten, in denen immerhin, auch bei kleinster Dimension, ein gewisser Stoffwechsel und Stoffverbrauch stattfindet, wofür sie ihrer Nachbarschaft, d. h. dem Embryosack und seiner nächsten Umgebung, Stoffe entziehen und dadurch dem Zwecke der Embryoernährung entfremden; und das ist um so mehr der Fall, je gröfser und dauerhafter sie sind. Bei unserer Kenntnis vom Zusammenwirken der verschiedenen Einrichtungen für die Embryoernährung erscheint es als ausgeschlossen, dafs inmitten derselben ein Organ durch seine Schmarotzertätigkeit dem Zwecke der anderen entgegenwirke, dagegen als höchst wahrscheinlich, dafs auch dieses Organ mit seinem Inhalt und seiner schmarotzerähnlichen Tätigkeit irgendwie im Dienste der Embryoernährung stehe.

Dafs und wie letzteres der Fall ist, wird im folgenden noch weiter dargetan; dafs speziell bei *Capsella bursa pastoris* und den sich gleich verhaltenden übrigen *Cruciferen* die Tätigkeit der Antipoden für das Wachstum und die Bereicherung des Embryosackes von positiver Bedeutung ist, geht aus den obigen Darlegungen hervor.

Hauptsächlich tritt ihre resorbierende Wirkung, die Auflösung des Nucellus hervor, und diese auflösende Tätigkeit ist es, die ich, vorläufig für die behandelten Beispiele, als die diesem ersten Typus der Antipoden vorwiegend eigene Funktion bezeichne. In dieser Hinsicht finden die Antipoden ein physiologisches Analogon in gewissen animalischen Zellen, den sogenannten Osteophagen, unter deren Einwirkung z. B. schon angelegte Knochenbälkchen in der Markhöhle des wachsenden Knochens sich auflösen. An die auflösende Tätigkeit der Antipoden schliefst sich, weniger hervortretend, ihre Beteiligung beim Wachstum der Embryosackmembran, sowie bei der Aufnahme und eventuellen Verarbeitung der durch die Resorption gewonnenen Stoffe an.

Da diese Schlüsse zunächst nur für die untersuchten *Cruciferen* gelten, so erübrigt noch der Nachweis, dafs sie auch für ähnliche Ausbildungsformen der Antipoden zutreffen. Wie schon angedeutet wurde, zeigen die Antipoden nicht in allen hieher zu zählenden Fällen dieselbe Entwicklung. Ich gehe daher zur Besprechung einiger Modifikationen dieses Typus über.

B.

An der unteren Grenze der innerhalb dieses Typus möglichen Variation dürften sich jene Antipoden befinden, die alsbald nach den sie produzierenden Teilungsvorgängen der Auflösung anheim fallen, während an der oberen Grenze zweierlei Modifikationen möglich scheinen. Einerseits können die Antipoden, nachdem sie eine Zeitlang auf dem diesem Typus angehörigen Differenzierungsgrade aushielten, sich zu einem der anderen Typen weiter differenzieren, anderseits ist es denkbar, dafs sie in ihrer Ausgestaltung auch Merkmale anderer Typen aufweisen und so eine gleichzeitige Kombination mehrerer Typen darstellen. Zum gröfseren Teil waren es in der Literatur erwähnte Beispiele, welche die Aufstellung dieser Modifikationen veranlafsten.

Als Beispiel für eine kurze Lebensdauer und minimale Ausbildung der Antipoden können im allgemeinen diejenigen der *Orchideen* gelten, über welche sich in Strasburgers Schriften zerstreute Angaben finden. In der befruchtungsfähigen Samenanlage ist bei

dieser Familie der Nucellus gänzlich verschwunden; seine Resorption mufs auf die Tätigkeit des schon mehr oder weniger differenzierten Makrosporeninhaltes zurückgeführt werden. Zur Zeit der Befruchtung sind nach Strasburger (29, pag. 200) „die Gegenfüfslerzellen nicht mehr zu sehen, an ihrer Stelle findet sich stark lichtbrechende Substanz, in der drei schwer nachweisbare Kerne liegen". An der Auflösung der Antipoden dürfte der noch intakte sekundäre Embryosackkern beteiligt sein, mit dem sie durch Plasmastränge in Verbindung stehen und der ihnen mittelst derselben Nahrung entzieht, um bald ohne sich zu teilen selbst zu verschwinden. Bei der raschen, aber geringen Entwicklung, welche der *Orchideen*-Embryo innerhalb der Mutterpflanze durchmacht, „reichen die im Embryosack schon vorhandenen Stoffe für dessen Fertigstellung der Hauptsache nach aus" (27, pag. 296, vgl. oben pag. 217) und es kommt nicht zur Endospermbildung.

Ähnlich wie bei *Capsella bursa pastoris* erfolgt die Vergröfserung des Embryosackes durch Nucellusresorption bei der von Guignard untersuchten Familie der *Papilionaceen,* insbesondere bei der Gruppe der *Vicieen* (10, pag. 54). Es ist eine Bestätigung meiner Ansicht, dafs auch bei diesen wie bei *Capsella* mit der Auflösung des Nucellus eine Ausbildung der Antipoden in Form nackter Protoplasten oder loser Zellen zusammentrifft. Wenn auch bei manchen Spezies genauere Angaben über die Struktur der Antipoden fehlen, so müssen sie doch dem ersten Typus zugeteilt werden. Dazu nötigen sowohl die Abbildungen als auch die allgemeine Charakteristik derselben in den Conclusions Guignards (10, pag. 141). Dort hebt er besonders ihr Verschwinden vor der Befruchtung hervor und weist ihnen gegenüber auf die Gröfse, längere Dauer und stärkere Membran der Antipoden bei den *Mimosaceen* und *Caesalpiniaceen* hin. Diese letzteren zeigen aber auch in der Entwicklung des Embryosackes und des Nucellus ein anderes Verhalten.

Aufser diesem Analogieschlufs aus den ähnlichen Verhältnissen bei *Cruciferen* und *Papilionaceen* sprechen für die auflösende Tätigkeit der Antipoden noch andere von Guignard angeführte Tatsachen. Aus der von ihm in Text und Figuren gegebenen Entwicklungsgeschichte des Embryosackes hebe ich folgendes heraus. Vor der ersten Teilung des primären Kerns erreicht einerseits der Embryosack durch Verdrängung der anderen Descendenten des Archespors eine gewisse Gröfse und andererseits nimmt der Nucellus während dieser Zeit durch Wachstum besonders an der Basis an Länge zu [vgl. z. B. *Cy-*

tisus laburnum (10, pag. 74, Fig. 103), *Ononis* (10, pag. 87)]. Zur Zeit der Befruchtung ist aber der Nucellus ganz oder bis auf wenige Reste resorbiert. In die Zwischenzeit fällt das gröſste Wachstum des Embryosackes und ist am ergiebigsten in der Zeit von der Bildung der Antipoden bis zu ihrem Undeutlichwerden. Für *Cytisus laburnum* z. B. beträgt in dieser Zeit die Längenzunahme des Embryosackes $^{11}/_{31}$ seiner Gesamtlänge (10, Fig. 103—107), in ungefähr derselben Zeit bei *Lupinus polymorphus* $^{7}/_{26}$ (10, Fig. 147—150), bei *Lupinus pilosus* $^{7}/_{11}$ (10, Fig. 177—179), bei *Medicago arborea* $^{14}/_{27}$ (10, Fig. 193—194). Daſs dieses Wachstum zum gröſsten Teil auf die Resorption des Nucellus zurückzuführen ist, ergibt sich aus den Worten und Zeichnungen Guignards. Für *Cytisus laburnum* z. B. schreibt er: „L'agrandissement du sac embryonnaire se produit à la base au dépens du tissu du nucelle“ (10, pag. 75). Dasselbe gilt für *Anthyllis tetraphylla* (10, pag. 85), *Orobus angustifolius* (10, Fig. 70, 72), *Lupinus pilosus* (10, Fig. 177, 179).

Das Wachstum des Embryosackes vollzieht sich demnach hauptsächlich durch Resorption des Nucellus an der Basis und zwar während des Vorhandenseins der Antipoden an dieser Stelle. Ihnen muſs daher wie bei *Capsella* die Auflösung des Nucellus zugeschrieben werden.

Das Verschwinden der Antipoden setzt Guignard an verschiedenen Orten (10, pag. 54, 75) zur vollständigen Resorption des Nucellus in Beziehung und macht es in einer anderen Arbeit (11, pag. 200) von letzterer abhängig. Was den Grund ihres Verschwindens betrifft, so ist schwer ersichtlich, wie die Resorption des Nucellus, die ihr Werk ist, dasselbe verursache. Bei *Lupinus polyphyllus* nehmen die Antipodenkerne an der Gröſsenzunahme der übrigen Schwesterkerne im Embryosack teil, fallen dann aber, wie Guignard (10, pag. 100) andeutet, unter dem Einflusse und jedenfalls zugunsten der in Vereinigung und im Wachstum begriffenen Polkerne der Auflösung anheim. In dieser Andeutung scheint auch für das Verschwinden der Antipodenkerne bei den übrigen *Papilionaceen* das Richtige getroffen zu sein.

Die bisherige Betrachtungsweise, auf die Untersuchungen von Billings (3) angewendet, führt zu einem ähnlichen Resultat bezüglich der hieher gehörigen Spezies aus den Reihen der *Gruinales*, *Primulinae*, *Contortae* und *Tubiflorae*. Im allgemeinen spricht für die resorbierende Funktion der Antipoden schon der Umstand, daſs auch hier durchgehends mit ihrer typischen Ausbildung als nackte

Protoplasten oder lose Zellen eine namhafte gleichzeitige Resorption des Nucellus zusammentrifft. Im einzelnen dürfte bereits die nähere Besprechung des ersten Beispiels an der Hand von Billings' eigenen Angaben die Rolle der Antipoden in einem anderen Lichte erscheinen lassen, als er sie (3, pag. 65) zusammenfassend darstellt. In der dort (3, pag. 6—10) gegebenen Entwicklungsgeschichte der Samenanlage von *Linum austriacum* lassen sich vier Stadien unterscheiden. Bis zur Befruchtung wird der Nucellus innerhalb des Tapetums fast ganz resorbiert. An der Resorptionsstelle, ziemlich weit vom sekundären Embryosackkern entfernt, befinden sich im Plasma eingebettet die Antipodenkerne. Nach der Befruchtung „löst die Basis des Embryosackes die darunter liegenden Zellen des Leitungsgewebes gegen die Basis des jungen Samens immer mehr auf" (3, pag. 7, Fig. 2). Wodurch wird diese Auflösung bewirkt? Die Basis des Embryosackes kann das, wie auch im vorigen Stadium, nur vermittelst aktiver Zellen. Als solche sind hier allein die Antipoden bis zur Endospermentwicklung zugegen. In einem dritten Stadium befinden sich einige freie Endospermkerne nahe der Basis des nunmehr durch eine Einschnürung ziemlich isolierten unteren Embryosackteiles. „Das durch die Auflösung der oberen Zellen des Leitungsgewebes bedingte Wachstum des Embryosackes hört aber mit der Abschnürung auf" (3, pag. 9). Dieses Leitungsgewebe wird schliefslich in einem letzten Stadium von dem normal ausgebildeten Endosperm des oberen Embryosackteiles erreicht und aufgelöst. Ähnlich verhalten sich die übrigen *Linum*-Arten, nur mit dem Unterschiede, dafs der Embryosack besonders im unteren Teile enger, mehr haustorienartig ist und dafs die vier Entwicklungsstadien sich nicht so deutlich voneinander abheben.

Die zahlreichen von Billings aus den oben angeführten Reihen untersuchten Spezies zeigen hauptsächlich zwei Modifikationen. Bei der Mehrzahl derselben ist der Nucellus zur Zeit der Befruchtung ganz oder bis auf einen kleinen Rest an der Basis aufgezehrt. Um diese Zeit oder bald nachher verschwinden auch die Antipoden. Es zeigen sich also wieder dieselben Beziehungen zwischen den Antipoden und der Nucellusresorption. Besonders deutlich treten diese zutage in dem sehr langgestreckten Embryosack von *Phlox Drummondi, Myoporum serratum, Globularia cordifolia, Scaevola attenuata,* bei denen die Entfernung der Antipoden an der Resorptionsstelle vom übrigen Sackinhalt eine recht beträchtliche ist. Bei der anderen Gruppe, den *Geraniaceae, Plumbaginaceae* und *Caprifoliaceae*, ist zur Befruchtungszeit noch ein Viertel bis über die Hälfte des Nucellus

erhalten. Aber auch bis dahin hat sich der Embryosack hauptsächlich an der Basis durch Resorption des Nucellus vergröfsert. Erst spät wird der Rest des Nucellus vollständig aufgelöst, wenn die anfänglich schwache Endospermbildung wieder stärker geworden ist.

Ein ungewöhnliches Vorkommen mehrerer Antipoden bleibt noch zu besprechen. Bei *Stackhousia monogyna* erfahren nämlich die drei Antipodenkerne weitere Teilungen, die zudem direkte zu sein scheinen. Die Antipoden bewahren jedoch ihren Charakter als lose Zellen und befinden sich zur Zeit der Befruchtung in einer Vertiefung an der Basis des Embryosackes. Was entgegen der Äufserung Billings' (3, pag. 26) auf eine physiologische Bedeutung derselben hinweist, ist folgendes: Auch hier wird der Nucellus vor der Befruchtung bis auf eine peripherische Schicht resorbiert und gerade die Vertiefung unter den Antipoden läfst sich nur als durch sie verursacht erklären. Ihre grofse Zahl dürfte in Beziehung stehen mit dem sehr starken Gefäfsstrang des Funiculus, durch dessen reichliche Nahrungszufuhr zum Embryosack die „vegetative" Vermehrung der Antipoden mitbedingt wäre. Auch der Umstand, dafs sie mit der Bildung des Endosperms absorbiert werden, während sonst keine besonderen Ernährungseinrichtungen vorhanden sind, läfst ihre gröfsere Zahl und ihren dadurch reicheren Stoffgehalt zweckmäfsig erscheinen.

In bezug auf Zahl und Ausbildung der Antipoden verhält sich die Gattung *Gunnera* ähnlich. Schnegg, der sie neuerdings untersuchte, vermutet selbst (26, pag. 205), dafs die Antipoden in irgend einer Beziehung zur Endospermbildung stehen, die hier ausschliefslich an der Basis des Embryosackes erfolgt.

Wenn gröfseren Anforderungen eine numerisch stärkere Ausbildung entspricht, wie dies in den genannten Fällen zutrifft, so erhebt sich die Frage: Gibt es nicht auch Fälle, in welchen beim Zurückgehen der Anforderungen an die Antipoden diese auch unter der Normalzahl zurückbleiben? Es wäre das möglich durch ein früheres Aufhören der Teilungen, aus denen sonst drei Antipoden hervorgehen, oder durch minimale Ausbildung oder baldige Auflösung einiger der Kerne. Die Untersuchung zweier Gattungen, *Potamogeton* und *Torenia*, ergab dafür Anhaltspunkte.

Die Teilungsvorgänge führen bei *Potamogeton foliosus* nach Wiegand (35) zu drei kleineren Antipodenkernen und einem vierten, viel gröfseren. Bei *Potamogeton natans* und *crispus* gelang es mir nicht, neben dem einen grofsen Antipodenkern noch andere, kleinere zu beobachten. Jener ist durch Plasmastränge mit dem Eiapparat in

Verbindung und erhält sich ziemlich lange. Für *Potamogeton*, wie für *Ruppia, Zanichellia* und *Zostera* gibt schon Hofmeister (19, pag. 692) die Verdrängung des Nucellus durch den Embryosack an. Bei *Zostera marina* schliefst Rosenberg (25, pag. 10) aus der Menge und Anordnung des Chromatins in den hier normal vorhandenen drei Antipodenkernen auf ihre ernährungsphysiologische Tätigkeit, ohne indes die Art derselben zu untersuchen. Die Verdrängung des Nucellus seitlich vom Embryosack, das starke Längenwachstum dieses letzteren und die in Fig. 25 daselbst dargestellte Beschaffenheit des Nucellus an der Basis des Embryosackes machen die resorbierende Tätigkeit der Antipoden wahrscheinlich, jedoch mit Hinneigung zu den folgenden Typen. Ohne auf Einzelheiten einzugehen, die vielfach der Nachuntersuchung bedürfen, führe ich noch von den *Monokotylen* als zum I. Antipodentypus gehörig an: *Alisma Plantago* und *Scheuchzeria palustris* (19), *Aloë ciliaris* (12, pag. 151), *Yucca gloriosa* (12, pag. 149), *Tulipa Gesneriana* (7).

Ein Beispiel für das Vorkommen einer Antipode und für die spätere Weiterdifferenzierung derselben bietet *Torenia*. Ich untersuchte zwei nicht bestimmte Spezies dieser Gattung von Java und gelangte bezüglich späterer Stadien zu Ergebnissen, die von denen Balicka-Iwanowskas (2) abweichen. Die jüngsten untersuchten Stadien zeigten den Nucellus schon aufgezehrt, den Embryosack zuerst gleichmäfsig schlauchförmig (Fig. 24), dann durch optisch deutlich hervortretende Tapetenzellen, die nur einen engen Durchgang offen lassen, in zwei Teile geschieden (Fig. 26). Bei der einen Spezies ragt der Embryosack über die Mikropyle hinaus (Fig. 25), bei der andern erreicht der sich zuspitzende Eiapparat nur selten die Mikropylenmündung. Der untere Teil des Embryosackes ist eng, stielförmig und unterhalb der Einschnürungszellen von ähnlichen, aber weniger deutlich hervorstechenden Tapetenzellen umgeben. Es ist dies die Anlage der Epithelzellen, die später den kugelig erweiterten unteren Embryosackteil umhüllen, während über denselben die Einschnürungszellen sich bis in die letzten Stadien unverändert erhalten (Fig. 27). In dem stielförmigen unteren Teil ist ein freier Antipodenkern in nicht immer gleicher Höhe zu sehen. Von einem zweiten und dritten Kern bemerkte ich nur selten und nur in jüngeren Samenanlagen undeutliche Spuren. In Übereinstimmung damit wird die Angabe: „Des trois cellules antipodiales une seule subsiste“ (2, pag. 54) dahin zu deuten sein, dafs die Einzahl der Antipoden auf die Degeneration der zwei andern, anfangs ebenfalls vorhandenen, zurückzuführen ist.

Physiologisch betrachtet dürfte diese eine Antipode für die Resorption des sehr schmächtigen Nucellus genügen, indes die andern nicht gebildet oder bald nach ihrem Entstehen dem übrigen Embryosackinhalt einverleibt werden. — Wie aus den Figuren 25—27 ersichtlich ist, wächst der Chalazateil der kampylotropen Samenanlage stark, das enge Ende des Embryosackes streckt sich in die Länge, erweitert sich unter den Einschnürungszellen und läuft nach unten wieder spitz in das Chalazagewebe zu. In diese trichterförmige Vertiefung zieht sich der Antipodenkern zurück. Bald zeigt sich das ihn begleitende Plasma nach oben mit einer Membran abgegrenzt, die dann später auch in der Verengerung deutlich wird. So ist die Antipode zu einem keulenförmigen Gebilde geworden, an dem sich die rundliche Blase und der stielförmige Fortsatz derselben unterscheiden lassen. Von den übrigen Verhältnissen an und neben dieser also differenzierten Antipode ist im III. Teil die Rede.

Auf eine nähere Besprechung der Kombinationen dieses Typus mit andern Typen der Antipoden kann ich vor der Behandlung dieser selbst nicht eingehen.

C.

Aus dem Bisherigen dürfte sich für die Antipodenforschung als Grundsatz ergeben, dafs die Antipoden zur Feststellung ihrer Bedeutung nicht ohne Berücksichtigung der übrigen Teile der Samenanlage betrachtet werden dürfen. Teils zur Zusammenfassung, teils des Zusammenhangs wegen sind hier noch einige Beziehungen der Antipoden zu andern Organen der Samenanlage zu erörtern.

Vorerst ist die Stellung der Antipoden in der Gesamtentwicklung des Embryosackes zu beachten. Mit dem zunehmenden Wachstum des Embryosackes machen sich immer höhere Anforderungen bezüglich der Nahrungszufuhr geltend. In den Einrichtungen hiezu läfst sich daher ein stufenweises Fortschreiten wahrnehmen. Als Beleg verweise ich auf *Capsella bursa pastoris*. In einer ersten Periode besorgen die Antipoden die Erweiterung und Ernährung des Embryosacks durch die Resorption des Nucellus; mit der Entwicklung der Keimanlage übergeben sie gewissermafsen ihre Tätigkeit mit ihrem Inhalt dem Endosperm, das seinerseits später dem mächtig entwickelten und in die Chalazagegend vorrückenden Embryo weicht, der nun stark genug ist, sich selbst seine Nahrung zu verschaffen. Eine ähnliche Stufenleiter zeigen, wie schon genügend ausgeführt wurde (pag. 221), die meisten von Billings untersuchten Pflanzen.

Neue Gesichtspunkte eröffnen jene Pflanzen, deren Embryosack sich nicht mit der Aufnahme der durch die Nucellusresorption gewonnenen oder durch andere Organe zugeführten Stoffe begnügt, sondern vorhandene, aber entferntere Nahrungsvorräte selbst aufsucht durch sogenannte Haustorienbildung. Beispiele dafür, dafs auf die resorbierende Tätigkeit der Antipoden endospermale Haustorien folgen, bieten schon *Linum, Myoporum, Lobelia* (3, pag. 10, 37, 55), besonders aber die *Scrofulariaceen* und *Plantaginaceen* (2). Balicka-Iwanowska schliefst zwar: „Les antipodes . . . semblent avoir une fonction transitoire" (2, pag. 58), indessen erscheint die immerhin vorhandene Funktion bei näherem Zusehen nicht immer blofs vorübergehend und läfst sich bestimmter erfassen.

Für die resorbierende Tätigkeit der Antipoden von ihrem Entstehen an spricht im allgemeinen das Verschwinden des Nucellus, meistens schon vor der Befruchtung. In einzelnen Fällen tritt diese Funktion und ihre Beziehung zur ganzen Samenanlage noch deutlicher hervor. Bei *Pedicularis palustris* befindet sich unter der Basis des Embryosackes „une colonne cylindrique compacte servant de prolongement au sac embryonnaire" (2, pag. 56). Die Antipoden sind während der Resorption dieser Nucellussäule an der Auflösungsstelle. Dafs sie die Resorption besorgen, lehrt überdies ein Blick auf die Figuren (2, Fig. 34, 35) sowie der Vergleich der zwei Textstellen: „Le sac se developpe dans la direction chalazienne au dépens du nucelle . . . pour former un haustorium" (2, pag. 57) und: „Les antipodes sont très prononcées et persistent jusqu'à la formation complète du haustorium chalazien" (2, pag. 59). Mit fast denselben Worten erwähnt die Autorin (2, pag. 50) auch für *Linaria cymbalaria* diese Ausdauer der Antipoden. Läfst schon dieser enge Anschlufs der Haustorien an die Antipoden mehr als ein zeitliches Nacheinander vermuten, so sind für einige Fälle bestimmte Beobachtungen vorhanden, welche zeigen, dafs die Antipoden nach der Nucellusresorption auch an der Bildung des Chalazahaustoriums sich beteiligen, was sich dann auch in ihrem vom I. Typus abweichenden Bau ausdrückt. Auf irgend eine „haustoriale" Tätigkeit deutet schon die Übereinanderstellung der Antipoden im zugespitzten Embryosack hin, z. B. bei *Linaria cymbalaria* (2, Fig. 16), bei den verschiedenen *Plantago*-Spezies (2, Fig. 45—54), bei *Klugia Notoniana* (2, Fig. 38). Auch *Torenia* gehört hierher. Für *Martynia bicolor* und *Campanula rotundifolia* spricht dies die Autorin selbst aus (2, pag. 60, 64). Die letzten Beispiele verweisen bereits auf eine höhere Differenzierung

der Antipoden und auf Übernahme einer Funktion durch dieselben, die bei den meisten von Balicka-Iwanowska und Billings untersuchten Pflanzen durch Endospermhaustorien ausgeübt wird.

Angesichts dieser Erscheinung mufs schon jetzt die Frage aufgeworfen werden: Ist eine wechselseitige Beziehung zu erkennen zwischen dem Ausbildungsgrade und der Funktion der Antipoden einerseits und dem Auftreten und der Funktion anderer Organe anderseits? In Beziehung auf den ersten Antipodentypus lautet die Frage: Kommen mit ihm zusammen eigentümliche Ernährungseinrichtungen für den Embryo vor, die zu den höheren Antipodentypen Beziehungen zeigen? Es ist klar, dafs die Bejahung dieser Frage und die nähere Erforschung solcher korrelativen Einrichtungen für die Kenntnis der Embryoernährung überhaupt und der Bedeutung der Antipoden im Organismus derselben von Wichtigkeit ist. Denn dann würde sich ergeben, dafs im Dienste des Embryos immer gewisse Funktionen und Apparate nötig sind, die bald von den einen, bald von den anderen morphologischen Gliedern besorgt werden. Für die Antipoden müfste man, wenn sie mit solchen analogen Organen in funktionell bedeutsamen Merkmalen übereinstimmen, auf eine gleiche Funktion schliefsen. Der Vergleich der Vertreter des I. Antipodentypus mit denen der zwei folgenden Typen spricht entschieden für die Bejahung der obigen Frage.

Welche Organe bei den von Balicka-Iwanowska und Billings untersuchten Pflanzen neben und nach den Antipoden die Ernährung des Embryo besorgen, haben wir oben (pag. 225) zum Teil gesehen. Bei anderen Pflanzen des I. Typus erfährt der Suspensor eine besondere Ausbildung, z. B. bei den *Geraniaceen,* bei denen ihm Billings (3, pag. 21) die doppelte Funktion eines Saug- und Leitorgans und eines Nährgewebes zuschreibt, dann auch bei *Potamogeton, Alisma, Capsella* und den *Papilionaceen.*

Umgekehrt sind bei den Hauptvertretern des II. Antipodentypus, den *Ranunculaceen, Gramineen, Mimosaceen,* solche beim I. Typus gewöhnliche Einrichtungen nicht vorhanden, und mit den Antipoden des III. Typus treten sie vielfach in Kombinationen und unter Verhältnissen auf, die wieder auf die Bedeutung der Antipoden hinweisen.

Diese weit verbreiteten Wechselbeziehungen im Vorhandensein und in der eigentümlichen Beschaffenheit der Antipoden und der anderen Ernährungsorgane werden in den folgenden Teilen jeweilen noch näher behandelt werden.

II. Die Antipoden als rundlicher Zellkomplex.

A.

Was den II. Antipodentypus vom ersten unterscheidet, ist der innige Zusammenhang der mit deutlicher Membran versehenen und untereinander verwachsenen Zellen. So bilden sie einen Zellkomplex. Indem die einzelnen Zellen gleichmäfsig ohne Bevorzugung einer bestimmten Richtung sich entwickeln und aneinander lagern, bildet das Ganze einen rundlichen Komplex ebensolcher Zellen. Hierin liegt der Hauptunterschied gegenüber dem III. Antipodentypus. Es fragt sich nun, ob dem so abgegrenzten Typus auch eine besondere physiologische Bedeutung zukommt und welcher Art diese ist.

Dafür, dafs den Antipoden auch bei dieser Ausbildung eine wirkliche Funktion im Dienste des Embryos obliegt, gelten fürs erste dieselben Gründe allgemeiner Art, wie sie für den I. Typus angegeben wurden (pag. 217). Das Gewicht dieser Gründe wird um so gröfser, da bei der stärkeren Entwicklung der Antipoden auch ihre Tätigkeit und damit ihre nützliche oder schädliche Einwirkung auf ihre Umgebung nachhaltiger und von längerer Dauer ist. Zunächst mufs zur Begründung dieses Typus der Beweis erbracht werden, dafs seine Funktion von derjenigen des I. Typus verschieden ist.

Abgesehen davon, dafs schon die morphologische Verschiedenheit auf eine verschiedene Funktion hinweist, ergibt sich der Beweis nach der negativen Seite hin aus dem Vergleich der beiderseitigen Verhältnisse. Diese lassen sich für den II. Typus in den Satz zusammenfassen: Der Embryosack vergröfsert sich, besonders so lange die Antipoden aktiv hervortreten, nicht durch Resorption des Nucellus, sondern fast ausschliefslich nur durch Wachstumsvorgänge im umgebenden Nucellus, der im wesentlichen immer erhalten bleibt. Am klarsten fand ich diese Verhältnisse bei den *Ranunculus*-Arten.

Zur Zeit der Anlage des Antipodenapparates nimmt der Embryosack das obere Dritteil des Nucellus ein und ist seitlich von 2—3, an der Kernwarze von 3—4 Zellagen bekleidet (Fig. 7). Eine axiale Gruppe Nucelluszellen, auf der das untere Ende des Embryosackes aufliegt, hebt sich bereits in diesem Stadium durch die Zellwände optisch scharf von der Umgebung ab und ist jetzt schon gegen lösende Reagentien widerstandsfähiger. Die Ausdehnung des Embryosackes in die Länge und Breite erfolgt nun keineswegs unter Auflösung der anliegenden Nucellusschichten, sondern unter allgemeinem starken Wachstum durch Zellvermehrung und Streckung in der Längsrichtung der Samenanlage. Eine resorbierende Tätigkeit der Antipoden ist

auch später, wenn sie ihre höchste Entwicklung erreicht haben, durch den Ort und die Art ihrer Anheftung ausgeschlossen. Das Wachstum des Embryosackes und der Samenanlage ist nämlich nicht überall ein gleichmäfsiges, besonders nicht bei *Ranunculus acer* und *bulbosus*. Zuerst erhebt sich die direkt unter den Antipoden befindliche Zellgruppe, postamentartig die Antipoden tragend, in den Embryosackraum hinein. Nahe liegt es, die Ursache davon in der Resorption des Nucellus um dieses Postament herum zu suchen. Ausgesprochene Anzeichen liegen aber dafür nicht vor; das Emporheben des Postaments scheint vielmehr durch Zellvermehrung unterhalb desselben in der Chalaza verursacht, wofür auch das Aussehen des Postamentes und die gestreckten an dasselbe seitwärts ansetzenden Nucelluszellen sprechen. Bei *Ranunculus acer* erweitert sich nun der Embryosack derart einseitig auf der der Raphe gegenüberliegenden Seite, dafs die Antipoden auf ihrem Postamente bald eine vollständig seitliche Stellung einnehmen (Fig. 9, 10). Der Nucellus verschwindet dabei nicht, sondern ist ringsum, auch um die bauchige Vertiefung des Embryosackes, vorhanden, nur erscheint er im Verhältnis zum Durchmesser der Embryosackhöhle viel dünner als früher. Das Postament mit den blasigen Antipoden kommt, der Mikropyle zugeneigt, im weiteren Verlauf des Wachstums an die Grenze des oberen, verschmälerten Drittels des Embryosackes zu stehen. Bei *Ranunculus auricomus* ist das Wachstum des Embryosackes etwas gleichmäfsiger, daher bleiben die Antipoden auf ihrem hohen kegelförmigen Postament ziemlich mitten im Grunde des Embryosackes (Fig. 8). In diesem Stadium ist derselbe schon mit Endosperm gefüllt, und diesem ist, wenn überhaupt vorhanden, eine Resorption des Nucellus um das Postament zuzuschreiben.

Die gleichen Wachstumsverhältnisse wiederholen sich bei den unter B dieses Teiles zu behandelnden *Gramineen* und ebenso bei den von Guignard geschilderten *Mimosaceen* und *Caesalpiniaceen*. Den Gegensatz der letzteren zu den *Papilionaceen* machen die dortigen schematisierten Figuren klar, z. B. von *Acacia* (10, Fig. 11), *Cercis* (10, Fig. 50), *Cassia* (10, Fig. 51). In früheren Stadien, während der Entwicklung des Embryosackes vor und kurz nach der Befruchtung, umgibt der Nucellus denselben noch überall, ermöglicht dessen Vergröfserung durch eigenes Wachstum und verschwindet erst sehr spät (vgl. 10, pag. 28, 37, 45, 47). Während der Dauer der Antipoden findet also nicht Resorption, sondern Wachstum des Nucellus statt.

Ich gehe nun zur positiven Ermittelung der Funktion dieses Antipodentypus über an Hand desselben Beispiels, der *Ranunculaceen*. Der Embryosack derselben erreicht, bevor es zur Bildung des fertigen Endosperms kommt, eine bedeutende Gröfse. Es mufs also in demselben für dieses Wachstum und für das zu bildende Endosperm ein reicher Vorrat an Bildungsstoffen teils zum voraus angehäuft, teils während der Anlage des Endospermgewebes neu beschafft werden. Da eine entsprechende Stoffgewinnung durch Resorption ausgeschlossen ist, wird der Bezug dieser Stoffe von aufsen notwendig. Nach den Verhältnissen, welche die Samenanlagen hier zeigen, mufs dieser bedeutende Nahrungsstrom zum gröfsten Teil durch die Antipoden gehen. Da der Nucellus bei sämtlichen untersuchten *Ranunculaceen*, wie für diese und andere Pflanzen bereits von Westermaier (31) und Osterwalder (23) nachgewiesen wurde, schon frühe überall von cuticularisierter Membran überzogen ist, kann der Nahrungsstrom nur von der Chalaza her in denselben gelangen. Über der Endverzweigung des starken Raphegefäfsstranges in der Chalaza sind die Zellen vielfach sehr inhaltreich, können daher nach dem Vorgange Billings' (3, pag. 4) als Nährgewebe bezeichnet werden. In jüngeren Stadien kommt die später zum Postament entwickelte Zellgruppe der Abgangsstelle des Integumentes nahe (Fig. 7), nimmt infolge dessen den von der Chalaza aufsteigenden Nahrungsstrom auf und leitet ihn der Basis des Embryosackes zu, die hier noch ganz von den Antipoden eingenommen wird. In älteren Stadien kommt auch ein Ring des übrigen Nucellus mit der Basis des Embryosackes in Berührung (Fig. 8, 9), es deuten aber keine Anzeichen darauf hin, dafs dem Embryosack von hier aus Nahrung zugeführt werde. Die Natur der Postamentzellen stimmt immer mit ihrer Aufgabe überein, insofern die scharf konturierten Zellmembranen zwar widerstandsfähiger, aber nicht cuticularisiert sind, da sie sich in konz. H_2SO_4 lösen. Überdies scheinen nur die am Aufsenrand des freien Postamentes befindlichen Zellen stärkere Membranen zu besitzen, ihrem mechanischen Zwecke entsprechend, während die mehr zentralen zarter sind.

Es liegen auch im Embryosack selbst Merkmale vor, die auf die Antipoden als Vermittler der Nährstoffe hinweisen. Schon in jungen Embryosäcken steht der Eiapparat und Embryosackkern mit dem Antipodenapparat durch eine breite Plasmabrücke in Verbindung. Damit ist eine ununterbrochene Leitungsbahn von der Chalaza bis zur Embryoanlage hergestellt. In der Nähe der Antipoden kommen

auch häufig zur Zeit der Endospermbildung gröſsere Stoffansammlungen vor, darin fand ich öfter bei *Anemone* und *Ranunculus* und anderwärts den Embryosackkern, was Hegelmaier auch bei *Caltha palustris* (18, pag. 21) und Guignard bei *Nigella damascena* (15) gesehen hatte. Mitunter erfolgen auch die ersten Teilungen des Endospermkerns in dieser Gegend, z. B. bei *Eranthis hiemalis* (18, pag. 71), *Aconitum napellus* (23, pag. 27).

Daſs die im Endosperm aufgespeicherten Stoffe hauptsächlich durch die Antipoden hineingelangt sind, beweist auch eine Erscheinung im fertigen Endosperm von *Ranunculus acer*. In diesem Stadium befindet sich die Chalaza seitlich im oberen Drittel der Samenanlage und stellt zwischen den cutinisierten Integumenten die einzige enge Durchlaſsstelle dar. Von dem Antipodenpostamente aus laufen die Zellen des festen Endospermgewebes in Kurven sowohl gegen den Embryo an der Mikropyle als gegen den weiten Grund des Embryosackes fächerförmig auseinander (Fig. 10). Die Antipoden selbst sind gleichzeitig nicht mehr zu sehen, wohl aber in etwas früheren Stadien. Diese fächerartige Anordnung der Endospermzellen geht also von jener Stelle aus, welche die im Innern abgelagerten Stoffe notwendig passieren müssen und entspricht selbst den Bahnen des im Embryosack sich verteilenden Nahrungsstromes. Dieser geht also bis in die letzten Stadien durch die Antipoden.

Ist aber mit dieser Einschiebung der Antipoden in den Nahrungsstrom nicht eine Hemmung und zeitweilige zweckwidrige Verwendung desselben gegeben? Gewiſs, wenn die Antipoden nichts anderes als nur Durchgangspunkte der Stoffe sind. Diese Konsequenz, verbunden mit positiven Merkmalen, führte mich zur bestimmten Überzeugung, daſs den Antipoden nicht bloſs die Übermittlung, sondern auch die letzte Verarbeitung und Zubereitung der Nahrungsstoffe für den Embryosack zukommt. Daraufhin versuchte ich es auch, die Art und Weise dieser verarbeitenden Tätigkeit zu ermitteln. Die diesbezüglichen Untersuchungen nahmen zwar ihren Ausgang von *Anemone nemorosa* und *hepatica,* die durch ihre gestielten Antipoden nicht mehr dem reinen II. Typus angehören; im Blasenteil der Antipoden aber stimmen sie nach Bau und Funktion ganz mit dem II. Typus überein, so daſs die beiderseitigen Beobachtungen sich ergänzen und bestätigen. Während frühere Autoren für die untersuchten Antipoden nur im allgemeinen eine ernährungsphysiologische Bedeutung ermittelten, kam ich im Verlaufe der Arbeit zu folgendem Ergebnis: Die Antipoden dieses II. Typus nehmen das

ihnen von der Chalaza zugeleitete Nährmaterial als Rohstoffe — meist Kohlenhydrate — auf, verarbeiten und verwandeln sie in ihrem Innern in eine besondere, für die Embryo- und Endospermentwicklung unmittelbar brauchbare Form — wahrscheinlich eiweifsartige Stoffe — und geben sie so verändert in das Innere des Embryosackes ab.

In bezug auf die drei Phasen: Aufnahme, Verarbeitung und Weitergabe, stimmt dieses Ergebnis mit den von Schniewind-Thies für die Septalnektarien und von Ikeda (20) für die Antipoden von *Tricyrtis hirta* gewonnenen Resultate überein. Dabei besteht die Hauptaufgabe der Antipoden in der Umwandlung der Stoffe. Dagegen ist die Bestimmung dieser Verarbeitung mit Kohlenhydraten und den nötigen stickstoffhaltigen Verbindungen als Ausgangspunkt und eiweifsartigen Stoffen als Endpunkt ein neues, wenn auch nur hypothetisches Resultat. Diese Hypothese würde freilich der von Schimper vertretenen Ansicht vom Orte der Eiweifsbereitung widersprechen. Da aber nach anderer Ansicht Eiweifsbildung eventuell in jeder Zelle möglich ist, so sind Anzeichen für eine solche in den Antipoden nicht von vornherein abzuweisen.

Kohlenhydrate sind in löslicher Form und als Stärkekörner nach meinen und fremden Untersuchungen an den Zufuhrstellen zu den Antipoden reichlich vorhanden. Bei *Ranunculus bulbosus* z. B. zeigte die Jod-Jodkaliumreaktion an frischen jungen Samenanlagen eine allgemeine bläuliche Färbung des ganzen Nucellus; in einem anderen Präparat wies dieselbe Reaktion neben Stärkekörnern im Integument deutlich einen bläulichen Streifen direkt unter den Antipoden nach; bei *Anemone nemorosa* und *hepatica* war körnige Stärke in der Chalaza reichlich vorhanden und wurde gegen die Antipoden hin feinkörniger. Im Postament, wenn ein solches vorhanden, und in den Antipoden selbst habe ich nie Stärke gefunden. Für das Vorhandensein stickstoffhaltiger Stoffe mufs ich mangels diesbezüglicher Reaktionen darauf verweisen, dafs der starke, aus Gefäfsen und Tracheïden gebildete Gefäfsteil des Funiculusbündels die Zufuhr reichlicher Mengen Wassers ermöglicht, das gewifs an Nährsalzen, also auch Nitraten, reich sein wird. Dazu kommt noch, dafs die in grofser Menge im Embryosack sich anhäufenden Eiweifsstoffe sich als solche aufserhalb desselben nicht entsprechend reichlich nachweisen lassen. Ebenso fehlen dort die ihrer Leitung eigenen Elemente, die Siebröhren.

Der Entwicklungsgang und das chemische Verhalten des Endosperms macht das Vorwiegen der Eiweifsstoffe im Embryosack erklärlich. Wie Hegelmaier (18) bei anderen *Ranunculaceen* dargelegt hat, so ist auch bei den untersuchten *Ranunculus*- und *Anemone*-Arten die Entwicklung des Endosperms eine allseitig peripherische. Bei der fast definitiven Gröfse, die der Embryosack erreicht, bevor noch in dessen wandständigen Beleg zwischen den zahlreichen Kernen Membranbildung eintritt, mufs eine unverhältnismäfsig grofse Menge von Kern- und Plasmamasse, also von Eiweifsstoffen, darin angehäuft werden. Während der Ruheperiode, die auf die Bildung einer einfachen Schicht peripherer Endospermzellen folgt, mufs in diesen Zellen von neuem ein starker Vorrat an Baustoffen für die nachher in rascher Folge sich vollziehenden radialen Teilungen angesammelt werden. Bei solchen ebenso raschen als intensiven Wachstums- und Teilungsvorgängen bietet die Anwesenheit einer grofsen Menge unmittelbar brauchbarer Bildungsstoffe in Eiweifsform gegenüber anderen erst zu verarbeitenden Reservestoffen, wie Kohlenhydraten, entschiedene Vorteile.

Das tatsächliche Verhalten des Embryosackinhalts ergab nun wirklich bei allen Vertretern des II. Typus, die diese starken Antipoden ohne gleichzeitig oder später auftretende besondere Ernährungseinrichtungen zeigen, dafs der Inhalt des Embryosackes während der Dauer der Antipoden aus eiweifsartigen Stoffen bestehe mit Ausschlufs von Stärke. Immer fand ich, speziell bei den *Ranunculaceen*, den reichen plasmatischen Inhalt mit oder ohne Membranbildung durch Jod-Jodkalium tief gelb gefärbt. Stärke in körniger oder löslicher Form sah ich während der Anwesenheit der Antipoden nie im Embryosack. Auch Osterwalder nahm bei *Aconitum napellus* im Embryosack nie Stärke oder ähnliche Stoffe wahr und erhielt bei den Endospermmembranen nie die Cellulosereaktion (23, pag. 33, 36). Diese letztere Erscheinung begegnete mir überall im jungen Endosperm. Ebenso verhalten sich auch Membranen und Zellinhalt der Keimanlage. Erst in späteren Stadien, in denen das Endospermgewebe schon ganz vollendet und von den Antipoden keine Spur mehr vorhanden ist, zeigen die Endospermmembranen öfter Cellulosereaktion und neben dem plasmatischen Zellinhalt treten auch andere Reservestoffe auf, wie Stärke und Öltropfen. Beobachtungen von Guignard, Balicka-Iwanowska, Lloyd, die im Embryosack oder auch in den Antipoden Stärke wahrnahmen, beziehen sich entweder auf Spezies mit anderen Antipoden- und Endospermverhältnissen oder auf Stadien vor oder nach der Tätigkeit der Antipoden.

Die Umgebung des Embryosackes ist also stärkereich, sein Inneres stärkefrei, aber eiweifsreich, an der Grenze beider und im engen Anschlufs an beide stehen die Antipoden als notwendige Durchgangsstelle dieser Stoffe: das beweist nach meiner Ansicht, dafs die Antipoden auch die Stätte und das Werkzeug der Umwandlung dieser Stoffe sind.

Dieselben weisen nun auch selbst Eigentümlichkeiten auf, die mit ihrer Tätigkeit zusammenhängen und sie als stark entwickelte Drüsenzellen charakterisieren. An Umfang übertreffen sie alle anderen Zellen in- und aufserhalb des Embryosackes weit, besonders bei den *Ranunculaceen* und *Gramineen*, so dafs sie oft makroskopisch wahrnehmbar sind. In jungen frischen Samenanlagen von *Ranunculus bulbosus* nehmen sie die Hälfte des Embryosacklumens ein und schwellen in Wasser bis über zwei Drittel desselben an. Später behalten sie bei den verschiedenen Spezies eine ziemlich konstante Gröfse bei. Ebenso bewahren sie stets dieselbe Form turgescenter Blasen. Diese pralle Form und der Umstand, dafs sie diese noch zeigen, wenn sie im Endospermgewebe wie eingemauert sind, werden offenbar durch den Turgor bedingt, der demnach trotz der starken Diosmose ein sehr andauernder und gleichmäfsiger ist, und zum Teil auch durch die Festigkeit ihrer Membran. Der Zellinhalt ist plasmareich, aber stärkefrei; auch Osterwalder gelang es nie, Stoffe wie Stärke oder Zucker darin zu entdecken (23, pag. 36). Dagegen beobachtete Westermaier einmal körnige Stärke in den Antipoden von *Helleborus viridis* (31, pag. 9). Die Stärke, die auch nach meinen Präparaten bis an die Antipoden in der Chalaza vorkommt, mufs in gelöstem Zustande in dieselben hineingelangen. Bei dem schroffen Temperaturwechsel, dem diese Pflanze zur Blütezeit ausgesetzt ist, kann ein momentaner Niederschlag dieser Stärke in den Antipoden vor der Verarbeitung nicht unwahrscheinlich sein. In jungen und mittleren Stadien sind die Antipoden von Inhalt vollgepfropft. Bei *Ranunculus auricomus* und *acer* sah ich oft in nahezu reifen Samen die Antipoden ihrer Membran und Form nach noch deutlich, dagegen sozusagen inhaltsleer. Viel markanter als in ihrem plasmatischen Inhalt tritt ihre Drüsentätigkeit in den Eigenschaften ihrer Zellkerne hervor. Die eingehenden Untersuchungen von Osterwalder, Rosenberg und Ikeda führen zu interessanten Vergleichen mit ähnlichen Erscheinungen im Pflanzen- und Tierreich. Die Vergleichsobjekte sind die Septalnektarien einzelner Pflanzen und die Drüsenzellen der *Drosera*-Tentakel sowie animalische Drüsenzellen, besonders

Darmepithelzellen. Die Vergleichspunkte beziehen sich auf Gröfse, Gestalt, Chromatingehalt und diesbezügliche Veränderungen der Zellkerne im Laufe ihrer Tätigkeit. Bei diesen Vergleichen sind aber zwei Vorgänge wohl auseinander zu halten. Der eine besteht darin, dafs eine Drüsenzelle irgend ein Sekret nach aufsen absondert; damit ist z. B. bei *Drosera* (24, pag. 86) und auch bei tierischen Sekretionszellen (24, pag. 114) eine Verminderung des Plasmagehaltes verbunden. Davon zu unterscheiden ist die Aufnahme und Verarbeitung der durch das Sekret gelösten oder sonst zugeleiteten Stoffe, die sich allgemein bei diesen Drüsenzellen in der Steigerung des Chromatingehaltes ihrer Zellkerne zeigt. In der Tatsache, dafs ein solcher rein vegetativer Vorgang in der Menge und Anordnung des Chromatins sich offenbart, sahen die Autoren einerseits eine Bereicherung unserer Kenntnisse von den Funktionen des Zellkerns und anderseits einen Beweis für die intensive Umwandlung, welche die Stoffe im Zellinnern erfahren. Für die entsprechenden Verhältnisse bei den Antipoden verweise ich vor allem auf die Detailuntersuchungen Ikedas, auf Grund deren er zum Schlusse gelangt: „That the chromatin-aggregation in the nuclei of antipodals of *Tricyrtis* is also the expression of their metabolic activity“ (20, pag. 49). Dieselben Chromatinveränderungen in den Antipodenkernen hat schon vorher Osterwalder bei *Aconitum napellus* (23, pag. 37, 40) und Rosenberg bei *Zostera marina* (25, pag. 10) konstatiert, und beide folgerten daraus die ernährungsphysiologische Tätigkeit der Antipoden. Sie kommen auch in weiterem Umfange und bei den Antipoden des II. Typus allgemein vor. Dafür sprechen schon die erwähnten Beispiele sowie andere Literaturangaben. Es finden sich in den blasigen Antipoden mit oder ohne Stielbildung immer grofse und, wie öfter angegeben wird, stark färbbare Kerne vor. Für die *Ranunculaceen*, *Gramineen, Borraginaceen, Papaveraceen* kann ich das aus eigener Anschauung bestätigen. Auf diesen Befund hin darf der von Ikeda oben gezogene Schlufs für diesen II. Antipodentypus allgemein gelten. Nachdem der Kern seine Aufgabe erfüllt hat, „degeneriert“ er, wie sein Verhalten dann vielfach bezeichnet wird. Bei dieser Degeneration des Kerns und der Antipodenzellen zeigen sich Erscheinungen, die mit denjenigen anderer bekannter Drüsenzellen übereinstimmen und die für gewisse vorausgegangene Verhältnisse bezeichnend sind. Zur Zeit der Membranbildung im Endosperm wird der Inhalt der Antipoden nach Masse und Aussehen verändert. Er füllt nicht mehr den ganzen Raum aus und wird grobkörniger. Die sonst rundlichen Umrifsformen der Kerne gehen in

unregelmäfsig eckige über. Die Kerne scheinen an Masse zu verlieren, sie werden blasser und durchsichtiger. Am deutlichsten sind diese Anzeichen der Degeneration, wenn die Kerne zugleich einer Art Fragmentationsprozefs verfallen. In Antipodenzellen, die sonst regelmäfsig nur je einen Kern besitzen, wie bei *Ranunculus bulbosus*, sind in der Degenerationszeit mehrere Kerne vorhanden, die sich durch ihre Gestalt und ihr Aussehen deutlich als Zerfallstücke bekunden. Ich erblicke in diesem Vorgang ein Gegenstück zu dem später zu erörternden Vorkommen mehrerer lebenskräftiger Kerne in einer Antipode. Wie dort durch die Kernvermehrung eine gröfsere gleichzeitige Wirksamkeit ermöglicht wird, so wird hier durch den Zerfall des hypertrophisch grofsen Kerns in mehrere Stücke eine raschere Ausnutzung und anderweitige Verwendung seiner Stoffe befördert. Ähnliche Vorgänge in den Antipoden schildert Osterwalder (23, pag. 38) und Ikeda (20, pag. 49), und Rosenberg (24, pag. 74) für die Drüsenzellen von *Drosera*. Ikeda hebt auch noch (20, pag. 50) das analoge Verhalten der degenerierenden Antipoden zu den sezernierenden Pankreaszellen der Amphibien in der fibrillären Struktur des Cytoplasma hervor.

Eine Besonderheit der Membran kann nach dem bereits über die Antipoden Gesagten nicht auffallend sein, indessen führten meine Untersuchungen zu Ergebnissen, die von der gewohnten Auffassung abweichen. Über die chemische Beschaffenheit der Antipodenmembran findet man in der Literatur wenig Angaben. Man scheint sie als gewöhnliche Cellulosemembran zu betrachten. Von den Membranen der Antipoden bei *Aconitum napellus* sagt Osterwalder: „Wie die Reaktion ergibt, bestehen sie aus Cellulose." (23, pag. 36.) Diese Spezies habe ich darauf nicht nachgeprüft; bei allen untersuchten Spezies aus verschiedenen Familien der *Mono-* und *Dikotylen* erhielt ich in keinem einzigen Fall an der Antipodenmembran mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 die Cellulosereaktion, so deutlich dieselbe auch im übrigen Gewebe eintrat. Immer stellte sich an frischem wie an durch Alkohol konserviertem Material mit Jod-Jodkalium allein mehr oder weniger deutlich Gelbfärbung ein, die bei Zusatz von H_2SO_4 tiefgelb wurde, auch nach vorheriger Behandlung mit Kalilauge und Salzsäure oder nach Isolierung mit dem Schultze'schen Macerationsgemisch. Dieses Verhalten zeigten die Membranen sowohl in jüngern wie in älteren und ältesten Stadien. Als Beispiele greife ich heraus: *Ranunculus acer, Anemone hepatica, Caltha palustris, Fumaria officinalis, Pulmonaria officinalis, Torenia, Costus, Elettaria, Pinanga,*

Triticum repens. Ein etwas abweichendes Verhalten fand ich einzig bei *Anemone nemorosa*, dessen Antipoden einer Kombination des II. und III. Typus angehören. Wie bei keiner anderen Spezies gelang es hier leicht, die drei gestielten, miteinander verwachsenen Antipoden aus der rundlichen Grube des Chalazagewebes herauszureifsen und durch Druck von einander zu isolieren (Fig. 11, 12). Die isolierten Zellen zeigten nach Behandlung mit Jod-Jodkalium einen dichten, tief gelb gefärbten Inhalt, die Membran des Blasenteils weniger, aber deutlich gelb und die Membran des Stielteils nur ganz schwach oder gar nicht gelb gefärbt. Bei Zusatz von verdünnter H_2SO_4 wurde die Gelbfärbung des Blasenteils an Inhalt und Membran noch intensiver, dagegen färbte sich der Stielteil in der (Fig. 11 und 12) angegebenen Ausdehnung undurchsichtig tiefblau. Dieser blau gefärbte Teil hebt sich schroff vom gelbgefärbten Blasenteil ab und umfafst augenscheinlich den in der Grube mit dem umgebenden Gewebe verbundenen Teil der Antipoden. Dafs es wirklich die Membranen des Antipodenstieles sind, nicht etwa von mitgerissenen Zellen, ergaben klar verschiedene Kontrollversuche an Längs- und Querschnitten durch den Stiel und an durch Maceration isolierten Antipoden. Abweichend war bei dieser Reaktion von jener der gewöhnlichen Cellulose das Opakblau derselben. Im übrigen stimmt das Verhalten der Antipodenmembran von *Anemone nemorosa* mit demjenigen bei den andern *Ranunculaceen* überein, besonders was ihre Stärke und Dauerhaftigkeit betrifft.

In welcher Beziehung stehen diese chemischen und physikalischen Eigentümlichkeiten der Membran zur Funktion der Antipoden? Bei aller Widerstandsfähigkeit sind die Membranen weder verholzt noch cutinisiert, denn sie zeigen nach Phloroglucinbehandlung keine Spur der Holzreaktion und lösen sich in konz. H_2SO_4 und noch rascher in Chromsäure auf. Da sie auch nach Auswaschen mit Salzsäure und Kalilauge, wodurch die zu vermutenden Pektinstoffe gelöst würden, nicht auf Cellulose reagieren, so bleibt meiner Ansicht nach nichts übrig als die Annahme, dafs die Cellulosemembran der Antipoden mit andern Stoffen imprägniert ist. Diese, im Innern der Antipoden umgearbeitet und aus ihnen in den Embryosack diosmierend, werden in der Membran momentan fixiert und können deren chemisches Verhalten beeinflussen. Nach dem Vorhergehenden sind es eiweifsartige Stoffe. Darauf weist auch positiv die Gelbfärbung der Membran durch Jod-Jodkalium hin. Diese Reaktion zeigt sich an ihnen überall, soweit sie frei in den Embryosack ragen. Das abweichende Verhalten

der Membran von *Anemone nemorosa* spricht für meine Vermutung: an dem Blasenteil der Antipode, wo die Diosmose der verarbeiteten Stoffe erfolgt, tritt Gelbfärbung ein, dagegen zeigt die Membran des Stieles, durch welchen die Antipoden das Rohmaterial von der Chalaza her beziehen, die ungestörte Cellulosereaktion. Damit stimmt des weitern das chemische Verhalten der zu den Antipoden hinführenden Leitungs- oder Postamentzellen überein. Ihre Membranen nehmen mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 eine grünlich-blaue Färbung an.

Die Erscheinungen, welche mir die verarbeitende Tätigkeit der Antipoden zu beweisen scheinen, sind demnach kurz folgende: die Herkunft und die Bahn der im Embryosack befindlichen Stoffe, deren Beschaffenheit aufser- und innerhalb des Embryosackes in ihrer Beziehung zur Endospermbildung und die besondern Eigenschaften der Antipoden und ihrer nächsten Umgebung.

B.

Aufgabe dieses Abschnittes ist es, an den Vertretern des II. Antipodentypus das Vorhandensein derselben physiologisch bedeutsamen Verhältnisse nachzuweisen, sowie den Beweis zu liefern, dafs gerade die Verschiedenheiten in ihrer typischen Ausbildung mit ihrer Funktion zusammenhängen.

Eine Stufe wenig entwickelter Antipoden dieses Typus bieten die *Mimosaceen* und *Caesalpiniaceen*. Ihre Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den *Ranunculaceen* ist bereits (pag. 228) gezeigt worden. Die anfangs in der Embryosackmutterzelle vorhandene Stärke verschwindet bald (10, pag. 25, 26). Die Antipoden selbst sind gegenüber denen der *Papilionaceen* ziemlich grofs, „elles s'y montrent comme des cellules à membrane assez épaisse“ (10, pag. 141), auch ihre Kerne sind nach den Zeichnungen von entsprechender Gröfse. Von den Antipoden der *Ranunculaceen* unterscheiden sie sich jedoch durch ihre kürzere Dauer und die Zartheit der Membran. Dies stimmt mit der überhaupt geringeren Gröfse der Samenanlagen wie auch damit überein, dafs bei ihnen das Endosperm schwächer entwickelt ist als bei den *Ranunculaceen*.

Ich untersuchte auch einige *Palmen*-Spezies, deren aus Java stammende Samenanlagen mir Prof. Westermaier gütigst zur Verfügung stellte. Die Verhältnisse sind bei den untersuchten Samenanlagen von *Loxococcus rupicola, Pinanga molucana* und *patella* ziemlich dieselben. Bei *Pinanga molucana* (Fig. 16) liegen die drei Antipoden mit nicht gerade festen Membranen und mittelstarken Kernen dem Eiapparat

gegenüber in einer ziemlich seichten Ausbuchtung des Embryosackes. Das Gewebe unter ihnen zeigt keine besondere Orientierung seiner Zellen, die grofse Kerne besitzen. Das von der Placenta herkommende Leitbündel verzweigt sich über das ganze äufsere Integument, ein besonders starker Strang geht unter den Antipoden hin und gibt einen Ast gegen dieselben ab. Diese Verzweigung des Leitbündels ist noch reicher bei *Loxococcus rupicola* (Fig. 15). Bei dieser Spezies sitzen die drei rundlichen Antipoden der Mikropyle gegenüber auf einem postamentartigen Vorsprung eines tellerförmigen Zellkomplexes, der mit dem Chalazagewebe in nur loser Verbindung steht und sich leicht losreifsen läfst. Die ganze Gruppe ist von einem Schleier feinkörnigen Endosperms übersponnen. Von den an sich kleinen Antipoden enthält fast jede zwei bis drei Kerne. Der Struktur und Stellung nach gehören sie dem II. Typus an. Die Verzweigung des Funiculusbündels über die ganze Samenanlage weist aber darauf hin, dafs hier andere Ernährungsverhältnisse herrschen, als bei den sonstigen typischen Vertretern; eine nähere Untersuchung war mir aber wegen Mangel an Material nicht möglich.

Unter den *Ranunculaceen* sind, was Dauerhaftigkeit der Antipoden und Festigkeit ihrer Membran betrifft, am wenigsten ausgebildet diejenigen von *Ranunculus ficaria.* Sie sind ganz rund und liegen über der Endigung des Chalazabündels etwas seitlich im breiten Ende des Embryosackes. Jede Antipode enthält nur einen Kern, der aber sehr grofs ist. Ähnlich sind die Antipoden der vorübergehend untersuchten *Ranunculus aconitifolius, alpestris* und *montanus.* Bei den anderen schon behandelten Spezies mit kräftigen Antipoden fällt vor allem die verschiedene Stellung derselben im Embryosack auf (pag. 228, Fig. 8, 9). Hängt dies irgendwie mit anderen Verhältnissen zusammen? Ich gebe folgender Vermutung Ausdruck. Bei *Ranunculus acer* (Fig. 9) ist die der Reife nahe Samenanlage sehr grofs und füllt die ganze Fruchtknotenhöhle aus. Das hiefür erforderliche Wachstum vollzieht sich aber nur auf der dem Funiculus abgewandten Seite. Dadurch wird das Raphebündel vor einer nachträglichen übergrofsen Streckung bewahrt und seine Endverzweigung bleibt mit der Chalaza und den Antipoden in der oberen Hälfte des Embryosackes immer in der Nähe des Embryos. Bei *Ranunculus auricomus* dagegen bleibt die Samenanlage ziemlich klein und füllt die Höhlung des Fruchtknotens lange nicht aus. Die Antipoden nehmen auch in sehr späten Stadien über einer starken Nucelluspartie an der Chalaza immer noch eine fast zentrale Stellung in der Samenanlage ein.

Die stufenweise stärkere Entwicklung und Tätigkeit der Antipoden läfst sich innerhalb dieser Familie noch weiter verfolgen. Vereinzelt fand ich einmal bei *Ranunculus auricomus* in den Antipoden mehr als je einen Kern, lange bevor deren Degeneration eintritt. Zahlreich sind solche Beispiele mehrkerniger Antipoden aus den übrigen Gruppen der *Ranunculaceen* bekannt und schon so eingehend beschrieben worden, dafs deren Nichtbeachtung in physiologischer Hinsicht auffallen mufs. Nach der ausführlichen Schilderung Guignards schliefst der wiederholte Verdopplungsvorgang der Antipodenkerne bei *Anemone hepatica* mit einer mehr oder weniger vollständigen Trennung der Teilkerne (12, pag. 166). Nach neueren Untersuchungen desselben Verfassers besitzt jede der grofsen Antipodenzellen von *Anemone nemorosa* vor der Befruchtung mehrere, oft vier Kerne, die sich hypertrophieren und während der Endospermbildung resorbieren (15). Mehrkernige Antipoden wurden auch beobachtet bei *Clematis cirrhosa* (12, pag. 165), bei *Trollius europaeus, Aconitum lycoctonum* (31, pag. 11) — bei *Aconitum napellus* dagegen nie (23, pag. 37) —, wieder bei *Caltha palustris* und *Eranthis hiemalis* (18, pag. 21, 70) und aufserhalb der *Ranunculaceen*-Familie bei *Anoda hastata* (12, pag. 177), *Cornucopiae* und *Alopecurus pratensis* (12, pag. 147). Im allgemeinen ist man geneigt, solche Kernteilungen als Zerfallserscheinungen alternder Kerne ohne physiologische Bedeutung zu betrachten. Für die vorliegenden Beispiele stehen sichere Merkmale dieser Auffassung entgegen.

Die erste Teilung des einen Antipodenkerns erfolgt nach den ausdrücklichen Angaben Guignards (10, pag. 63, 12, pag. 177) und Hegelmaiers (18, pag. 70) lange vor der Befruchtung, und es geht derselben ein bedeutendes Wachstum des Kernes voraus. Die beiden Hälften vergröfsern sich wieder und teilen sich nochmals mit oder ohne Trennung der Teilstücke. Währenddessen treten keine Anzeichen des Zerfalls auf; dieser erfolgt überhaupt erst längere Zeit nach der Befruchtung sowohl bei *Ranunculaceen* als *Gramineen*. Auf die richtige Deutung dürften darum eher ähnliche Erscheinungen in zweifellos ernährungsphysiologischen Organen führen. Solche sind der mächtige Suspensor und das junge Endosperm der *Papilionaceen* (10, pag. 61), das Endosperm von *Eranthis hiemalis* (18, pag. 72). Auf solche Analogien bezieht sich auch Lloyd für seine Auffassung der mehrkernigen Integumentzellen und Makrosporen von *Crucianella* (22, pag. 46). Jene Fälle, in welchen die Teilkerne sich nicht trennen, sondern zusammen einen gelappten Kern bilden, gleichen jenen von

Korschelt untersuchten und physiologisch gedeuteten Kernformen in den Nährzellen des Insektenovariums (vgl. 16, pag. 123; 24, pag. 106). Den inneren Zusammenhang zwischen dem Nahrungsgehalt der Zellen und den Kernverhältnissen weist Rosenberg in den Tapetenzellen der *Drosera*-Antheren und durch Fütterungsversuche an Wurzelzellen derselben Pflanze nach (24, pag. 106, 108). Wenn man überdies erwägt, dafs auf direkte Kernteilung Zellteilung nicht folgt, dafs aber bei nahe verwandten Pflanzen mehrkernige und mehrzellige Antipoden vorkommen, so wird man zur Vermutung gedrängt, es möchten die Teilungen der Antipodenkerne, seien sie von Zellteilung gefolgt oder nicht, nicht sehr voneinander verschieden sein, weder dem Vorgange noch der physiologischen Bedeutung nach. Vielzellige Antipoden sind häufig bei den *Gramineen*, während Guignard bei *Cornucopiae* und *Alopecurus* auf Kernteilung nie Zellteilung folgen sah (12, pag. 147). In *Nigella sativa,* die wie *Nigella damascena* gewöhnlich drei einkernige Antipoden besitzt, sah Westermaier einmal „mit ziemlicher Sicherheit eine gröfsere Anzahl Antipoden, mindestens sechs nebeneinander“ (31, pag. 8). Gerade bei den *Ranunculaceen* ist die Menge der von den Antipoden zu verarbeitenden Stoffe sehr grofs, daher ist eine Vergröfserung oder Vervielfältigung des dabei nahe beteiligten Kerns angezeigt. Bei *Anemone nemorosa* und *hepatica*, bei welchen die Mehrkernigkeit am häufigsten vorkommt, geht dieser auch ein starkes Wachstum des an sich grofsen Embryosackes und die Bildung von kurzen dicken Saugstielen der Antipoden zur Seite.

Den *Ranunculaceen* schliefsen sich als Hauptvertreter eines mehrzelligen Antipodenkörpers die *Gramineen* an. Die ersten gründlichen Untersuchungen derselben nach Struktur und Funktion der Antipoden stammen von Westermaier, der sie darnach in zwei Gruppen scheidet (31, pag. 14). Zur ersten Gruppe rechnet er *Zea Mais, Coix lacryma* und *Panicum crus galli* und betrachtet das antipodiale Zellgewebe derselben als „Erstlingsendosperm“, an welches sich nach der Befruchtung das aus dem sekundären Embryosackkern hervorgehende Endosperm anschliefst. *Gramineen* dieser Gruppe habe ich keine untersucht. Nachdem die Funktion der Antipoden besonders als Stoffvermittler für die Endospermbildung, sowie die Tatsache festgestellt ist, dafs die drei Antipoden in vielen Fällen schon vor der Befruchtung sich vermehren, ist die Möglichkeit einer Ausbildung dieses Antipodenkörpers als zeitweiliges Nährgewebe nicht ausgeschlossen. Dies genügte, um dasselbe dem eigentlichen Endosperm, das oft auch eine geringe Differenzierung und Dauer zeigt, als physiologisches

Äquivalent an die Seite zu stellen und, weil vor jenem entstanden, „Erstlingsendosperm“ zu nennen. In diesem Sinne ist Westermaier zu verstehen und diese Ansicht kann nicht schlechthin als „erreur“ (9, pag. 33) bezeichnet werden, sondern es mufs Fall für Fall untersucht werden. Bei *Zea Mais* nun scheint es nicht zur dauernden Angliederung dieses Antipodengewebes an das Endosperm zu kommen, weil nach dem erkannten Zusammenhang der Xenienbildung mit der doppelten Befruchtung das Samenendosperm wohl ausschliefslich vom sekundären Embryosackkern stammt (6; 30), während das Antipodengewebe allmählich aufgezehrt wird (14, pag. 9). Daher würden sich die Antipoden von *Zea Mais* aufser durch ihre diametrale Stellung wenig von denen der zweiten Gruppe Westermaiers unterscheiden.

Für diese sieht Westermaier die Antipoden als „die letzten Vermittler und Apparate der Endospermbereitung“ (31, pag. 15) an. Tatsächlich sind nun die Antipoden bei den hiezu gezählten Arten *Hordeum sativum* und *Secale cereale* so stark und zahlreich, dafs sie ganz gut als Nährgewebe für das zu bildende oder sich bildende Endosperm bezeichnet werden können. Von solchen *Gramineen* untersuchte ich einige, um die Verhältnisse aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Die Wachstums- und Ernährungsweise der Samenanlage entspricht ganz derjenigen der *Ranunculaceen*. Das einseitige Wachstum des Embryosackes und die seitliche Stellung der Antipoden ist noch stärker und allgemeiner. Der Nucellus ist noch spät reichlich vorhanden, wie auch Guignard für *Zea Mais* bestätigt (14, pag. 8). Die Cuticulahülle des Nucellus, die vermittelnde Stellung der Antipoden zwischen der äufseren Nahrungsquelle und dem endospermreichen Embryosack, ihr eigener Reichtum an Plasma- und Kernmasse beweisen ebenso ihre Funktion. In jüngern Stadien von *Anthoxanthum odoratum* (Fig. 19), *Triticum repens* (Fig. 20), *Avena pubescens* (Fig. 17), *Secale cereale, Lolium perenne* sind die Antipoden in dem verengten Ende des Embryosackes birnenförmig. Bei *Avena pubescens* erreichen sie, später mit breiter Fläche der Embryosackwand aufsitzend, eine enorme Gröfse und besitzen entsprechend grofse Kerne, die bald hypertrophisch noch gröfser werden mit 4—5 Nucleoli (Fig. 18). Teilung der drei einkernigen Antipoden oder ihrer Kerne sah ich bei dieser Spezies nie. In *Triticum repens* beobachtete ich in einer Antipode zur Zeit der Befruchtung zwei Kerne (Fig. 20), in einem späteren Stadium liefsen sich im Antipodenkomplex drei Gruppen unterscheiden, von denen jede 2—3 Kernmassen mit mehreren Nucleoli

und eine undeutliche Zellwand zeigte (Fig. 21). Dafs bei *Triticum repens* auch Zellteilung vorkommt, beweist ein Präparat mit einem zehnzelligen Antipodenkörper (Fig. 22). Auch bei *Hordeum murinum* waren bis 15 Antipoden vorhanden.

Das Auftreten eines vielzelligen Antipodenapparates bei diesen den angebauten Getreidegräsern nahestehenden Arten läfst bei jenen selbst einen besonders stark ausgebildeten Antipodenkörper erwarten. Die anfängliche Vermutung, es möchte bei den wilden Arten dieser Gattungen die Dreizahl, bei den kultivierten Arten die Vielzahl der Antipoden vorwiegen, hat sich nicht bestätigt. Indessen ist schon die stärkere Entwicklung der Antipoden bei diesen wilden Getreidegräsern geeignet, auf einen wirklichen Zusammenhang zwischen Antipoden- und Endospermentwicklung hinzuweisen; denn gerade die Neigung und die Eigenheit, viel Endosperm zu bilden, haben die Auswahl dieser wilden Gräser zur Kultur mit sich geführt. Dieser Hinweis wird bestätigt und verstärkt durch die Tatsache, dafs bei den angebauten Getreidegräsern, deren Endospermbildung durch die Kultur noch gesteigert wurde, auch die Antipoden in noch viel stärkerer Ausbildung vorkommen: *Triticum vulgare* hat über 20, *Secale cereale, Hordeum vulgare* (19, Taf. XII, Fig. 1), *Hordeum sativum distichon* (31, pag. 18, Fig. 9), *Zea Mais* (14, pag. 8) haben ebensoviele und mehr. Zur Zeit, wenn reichliche Endospermmasse noch ohne Gewebebildung in dicker Schicht die Wand des Embryosackes auskleidet, erscheint der Antipodenkörper bei *Triticum vulgare* an der Chalazaseite des Embryosackes als eine linsenförmige Masse, in der zahlreiche Kerne in verschiedenen Stadien der Auflösung liegen. Demnach reihen sich die Antipoden nicht etwa dem Endosperm als Gewebeteil an, sondern tragen nur indirekt zu dessen Bildung bei.

Die *Gramineen* sind nicht die einzige Familie, in welcher die Antipoden in grofser Zahl auftreten. Bei allen von Campbell (5) untersuchten *Araceen*-Gattungen sind die Antipoden sehr grofs, ihre Zahl ist sehr bedeutend und steigt bei *Lysichiton* bis auf 50. Derselbe Autor zählte bei *Sparganium simplex* (4) nicht weniger als 150 Antipodenzellen und kam schon auf diese aufserordentliche Vermehrung der Antipoden hin zu dem Schlusse, dafs sie bei der Ernährung des Embryosackes eine wichtige Rolle spielen (cit. 20, pag. 54). Weil nach Campbell „das Endosperm sehr früh als ein den Embryosack gleichmäfsig ausfüllendes Gewebe“ angelegt wird, so dürfte die aufserordentlich grofse Zahl der Antipoden nicht ohne Beziehung zu dieser „schnellen Entwicklung eines soliden Endosperms“ sein (5, Referat).

Auf die Kombinationen des II. Antipodentypus mit den beiden andern Typen dehnte ich meine Untersuchungen nicht aus; ich begnüge mich daher mit dem Hinweis auf einige Beispiele aus der Literatur, zunächst für die Kombination des I. und II. Typus. Schon bei *Zostera marina* ist in der Gröfse der Kerne und in der oft birnenförmigen Gestalt der Antipoden (25, Fig. 18) ihre Annäherung an den II. bezw. III. Typus nicht zu verkennen. Auch das eigenartige Verhalten der Antipoden von *Globularia cordifolia* (3, pag. 41) dürfte sich als eine Kombination des I. und II. Typus erklären lassen. Nachdem der Nucellus schon früh vollständig resorbiert ist, liegen die Antipoden als „grofse blasenförmige, mit Zellwänden abgegrenzte Zellen“ unten im langgestreckten Embryosack und bleiben während der Endospermbildung lange erhalten.

Bei derartigen Fällen ist nicht nur der Charakter der Antipoden selbst, sondern auch ihre Stellung im Embryosack in Beziehung zum Ort und zur Zeit, wo und wann Resorption stattfindet, zu betrachten. Während sie z. B. bei den *Ranunculaceen* und *Gramineen* seitlich frei im Embryosack stehen, sind sie anderwärts diametral in dem verengten Ende des Embryosackes, der sich gegen die Chalaza hin verlängert, eingezwängt, weisen aber im übrigen deutlich höhere Entwicklung auf. Als ein solches Beispiel führe ich *Richardsonia pilosa* an, deren drei gleichartige Antipoden schon als nackte Zellen grofse Kerne besitzen und sich später noch mit Membranen umgeben. Lloyd bemerkt von ihnen: „They present the appearance of certain glandular cells“ (22, pag. 55). Da sich ihre Umgebung als in Resorption begriffen zeigt, deutet alles zusammen auf eine kombinierte auflösende und verarbeitende Tätigkeit der Antipoden hin.

Ähnliche Antipoden hat auch das von Kleroker (21) und Strasburger (28) untersuchte *Ceratophyllum submersum*. Wahrscheinlich überwiegt hier die verarbeitende Tätigkeit, da der Nucellus noch an der Bildung der Samenhülle beteiligt ist, also nicht bedeutend resorbiert wird, während die Nahrungsstoffe über die Antipoden in den Embryosack gelangen. Dafs aber die Antipoden dennoch relativ klein sind, stimmt auffällig mit der eigentümlichen ärmlichen Endospermbildung nur im oberen Teil des Embryosackes überein.

C.

Die Beziehungen, welche bei den Vertretern des II. Typus zwischen den Wachstums- und Ernährungsverhältnissen der Samenanlage und den Antipoden bestehen, fasse ich im folgenden zusammen.

Die von aufsen bezogenen Nahrungsstoffe des Embryosackes erfahren vor ihrer definitiven Verwendung eine Umwandlung durch die Antipoden, die als Gebilde des Embryosackes jene Stelle einnehmen, auf welche die Zufuhr von aufsen lokalisiert ist. Der innige und ungestörte Anschlufs dieses Apparates an das Zuleitungssystem wird durch das Ausbleiben der Resorption eigentlich ermöglicht und weiterhin befördert bald durch Bildung eines eigenen Postamentes, bald durch die seitliche Stellung überdies; er wird am meisten gesichert, wenn sich die Antipoden mit einem Stiele in das angrenzende Gewebe mehr oder weniger einsenken. Mit dem vollständigen Nahrungsbezug von aufsen hängt auch das allgemeine Auftreten eines starken Funiculusgefäfsbündels und eines Leitgewebes zwischen dessen Endverzweigung und den Antipoden zusammen.

Ein Gegenstück zu dieser Ernährungsweise bieten die *Scrofulariaceen* und *Plantaginaceen*. Balicka-Iwanowska führt bei diesen zwei interessante Wechselbeziehungen an: starke Haustorien treten zusammen mit dicken Integumenten auf und umgekehrt dünne Integumente mit schwachen Haustorien; bei Gegenwart eines starken Chalazahaustoriums fehlt ein Gefäfsstrang im Funiculus (9, pag. 67). Bei den Pflanzen des II. Antipodentypus sind haustorienartige Organe nicht vorhanden.

Ein Vergleich der Vertreter dieses Typus zeigt weiter, dafs mit diesen starken Antipoden stets eine langsame Embryo-, aber eine rasche und reiche Endospermentwicklung zusammentrifft. Dafs zwischen Embryo und Endosperm solche Beziehungen bestehen, ist von Guignard für sämtliche von ihm untersuchten *Ranunculaceen* (13, pag. 6) und für einzelne *Gramineen* (14, pag. 9f.) hervorgehoben worden. Dasselbe gilt für die *Mimosaceen* und *Caesalpiniaceen* (10, pag. 150), nur mit dem Unterschiede, dafs die Endospermbildung, parallel den Antipoden, nicht so stark und für die Dauer berechnet ist. Wie die starke Endosperm- und Antipodenentwicklung ihrerseits zusammenhängen, zeigen die früher behandelten *Ranunculaceen*, *Gramineen* und *Araceen* (pag. 232f., 242f.). Das hauptsächlichste Wachstum des Embryos findet erst kurz vor der Samenreife statt, wird dann aber durch das reichlich vorhandene Endosperm erleichtert und beschleunigt. Einen Gegensatz zu diesem Verhalten bildet die geringe Endosperm- und rasche Embryoentwicklung von *Capsella bursa pastoris*.

Bei allen angeführten Familien des II. Antipodentypus fehlt dem Embryo ein Suspensor ganz oder er ist nur schwach ausgebildet.

Diese Tatsache ist an sich erklärlich, indem der unbedeutend wachsende Keimling während dieser Zeit eines besonderen Ernährungsorgans nicht bedarf, als welches oft ein starker Suspensor dient. Auf der anderen Seite sind aber bei den Vertretern des I. Antipodentypus, wo die Antipoden zurücktreten, andere Ernährungseinrichtungen, vor allem Suspensor und Embryosackepithel, vorhanden. Den Suspensor fand ich, sofern er zum Vergleich mit dem II. Antipodentypus herangezogen werden mufs, in zwei Modifikationen vor. Jede derselben zeigt auffallende Übereinstimmung mit den Antipoden.

Bei der einen Gruppe bildet der Suspensor eine blasenförmige, gegenüber dem Embryo sehr grofse Zelle, die entweder die einzige Suspensorzelle ist, wie bei den *Potamogetonaceen*, oder die äuferste des mehrzelligen Suspensors, wie bei *Alisma Plantago* und *Capsella bursa pastoris*. Die Suspensorblase von *Potamogeton natans* und *crispus*, die ich untersuchte, ist ganz ähnlich derjenigen von *Zostera marina*, die Rosenberg beschreibt (25, pag. 11). Eine birnenförmige Verjüngung derselben gegen die Mikropyle nahm ich jedoch nicht wahr. Früh schon liegt ihr Endosperm mit freien Kernen dicht an, später ist sie nach dem Embryosackinnern hin von weitmaschigem Endospermgewebe umgeben. Was dieses Gebilde als ein kräftiges Ernährungsorgan (25, pag. 12) charakterisiert und zugleich den Antipoden vergleichbar macht, ist seine Gröfse, sein Plasmagehalt, der grofse Kern und der reiche Gehalt an Stärke. Letztere fand ich in einem Fall reichlich in Körnerform auf dem plasmatischen Netzwerk. Auf Jod-Jodkalium allein und mit H_2SO_4 zusammen reagierten sonst Inhalt und Membran durch Gelbfärbung. Dadurch unterscheidet sich diese Suspensorausbildung von jener bei *Alisma* und *Capsella*, während sonst Plasmareichtum und Gröfse des Kernes die gleichen sind. Bei diesen färbt sich nämlich die Suspensorblase, nicht aber die übrige Keimanlage mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 blau bis grünblau; sie ist zwischen die Integumentwülste eingezwängt und reifst sich leicht von den übrigen Suspensorzellen los. Bei *Alisma Plantago* ist sie birnenförmig, aber am Ende wie gerade abgeschnitten. Diese Stelle der Membran ist sehr zart und pafst auf eine gleich grofse Stelle der sonst überall cuticularisierten Embryosackwand. Da die Integumente um die Mikropyle mit körniger Stärke versehen sind, bildet diese Membranstelle offenbar einen Durchgang für die Nahrungsstoffe (Fig. 6). In der Suspensorblase sah ich bei diesen zwei Gattungen nie Stärke.

Bei den angeführten Beispielen ist das Endosperm zwar auch nur schwach entwickelt, der Suspensor zeigt aber doch keine so massige Ausbildung, dafs er als dessen Stellvertreter betrachtet werden könnte. Eher ist dies der Fall bei den *Papilionaceen* durch die ihnen eigene Suspensorbildung. Dem Verhalten der *Ranunculaceen* etc., dafs bei fehlendem Suspensor das Endosperm frühzeitig zum Gewebe sich konstituiert, steht dasjenige der *Papilionaceen* gegenüber: „Où le suspenseur est très développé, l'albumen ne se montre qu'à une période plus reculée" (10, pag. 150). Die Eigentümlichkeiten, welche die physiologische Gleichwertigkeit ihres Suspensors mit dem Endosperm begründen, zählt Guignard (10, pag. 151) auf. Mit dieser Wechselbeziehung zwischen Endosperm und Suspensor trifft auch diejenige der Antipoden zusammen. Bei den meisten *Papilionaceen* verschwinden die Antipoden, nachdem sie ihre Aufgabe bei der Resorption des Nucellus besorgt haben. Der durch sie vermehrte endospermale Embryosackinhalt entwickelt sich einstweilen nicht weiter; unterdessen übernimmt der Suspensor die im Dienste des Embryo nötigen Funktionen, die bei den entgegengesetzten Verhältnissen der *Mimosaceen* etc. von den Antipoden und dem Endosperm vereint ausgeübt werden. Die sonderbaren Suspensoren besonders der *Vicieen* tragen wirklich Merkmale an sich, die sie nicht blofs dem Endosperm, sondern auch den Antipoden ähnlich machen. Für letzteres verweise ich auf die Gröfse der Suspensorkerne, deren Teilungs- und Fraktionserscheinungen, auf den Inhalt, die Gestalt und Anordnung der Zellen. Man vergleiche die Suspensorzellen von *Cytisus laburnum* (10, Fig. 123, 124), *Lupinus polyphyllus* (10, Fig. 154) mit dem vielzelligen Antipodenkörper der *Gramineen* und *Araceen;* den Suspensor von *Pisum sativum* (10, Fig. 85), *Vicia narbonensis* (10, Fig. 92) mit den mehrkernigen Antipoden der *Ranunculaceen.* — Neben den zwei behandelten Suspensormodifikationen gibt es noch andere, aber mit vorwiegend haustorialem Charakter.

Eine andere Einrichtung im Dienste der Embryoernährung ist die tapeten- oder epithelartige Ausbildung der an den Embryosack angrenzenden Zellage, die daher als Embryosackepithel bezeichnet wird. Dessen Aufgabe besteht nach Goebels Darstellung (8, pag. 807) darin, zur Erweiterung und Ernährung des Embryosackes das angrenzende Gewebe einzuschmelzen und die gewonnenen Baustoffe demselben zuzuführen. Hierin dürfte auch die Erklärung liegen, warum es bei den Vertretern des II. Antipodentypus nicht vorkommt. Da der Nucellus hier nicht aufgelöst wird, die Integumente also dem

Embryosack nicht unmittelbar anliegen und nicht massig entwickelt sind, fehlen für das Vorhandensein eines solchen Organs die Vorbedingungen. Anderseits ist bei jenen Familien, die dasselbe haben, besonders sind es *Compositen* und andere *Sympetalen,* aber auch *Choripetalen,* der Nucellus schon früh resorbiert, zum Teil mit Hilfe der Antipoden des I. Typus. Die Resorption der oft sehr dicken Integumente wird dann, teilweise wenigstens, von der innersten Schicht derselben übernommen. Wie die Funktion des Epithels derjenigen des I. und II. Antipodentypus ähnlich ist, so läfst sich auch in den histologischen Merkmalen eine gewisse Übereinstimmung nicht verkennen. Diese bezieht sich auf die Gröfse und drüsenähnliche Form der Epithelzellen, ihren reichen Plasmagehalt und grofsen Kern (vgl. 9, pag. 9), die eigenartige Beschaffenheit der Membran dem Embryosack entlang, die in Aussehen und Verhalten sehr derjenigen mancher Antipodenblasen, z. B. der *Ranunculaceen,* ähnelt.

III. Die Antipoden als Einzelzellen oder Zellkomplex von langgestreckter Gestalt.

A.

Als sich im Verlaufe der Untersuchungen die Möglichkeit und die Notwendigkeit herausstellte, die Antipoden nach ihrer anatomisch-physiologischen Gestaltung in drei Gruppen zu scheiden, glaubte ich zuerst, die blasenförmigen, mit einem Stielfortsatz versehenen Antipoden, z. B. von *Anemone,* als III. Typus aufstellen zu sollen. Eine eingehende Vergleichung der gewonnenen Resulate und der Literaturangaben führte aber dazu, ein Vorkommen der Antipoden als III. Typus anzunehmen, von dem ich zwar kein Beispiel näher untersucht hatte, das aber in der Literatur schon mehrfach hinreichend geschildert worden war. Die anfangs für typisch angesehenen Beispiele ergaben sich dann als eine Kombination des II. und III. Typus und werden gegebenen Orts besprochen werden, während ich mich für diesen allgemeinen Abschnitt auf die Untersuchungen von Goldflus (9) und Lloyd (22) stütze.

Der Hauptunterschied des III. vom II. Typus besteht darin, dafs der ganze Antipodenapparat eine ausgesprochene Streckung in einer Richtung zeigt. Die längsgestreckte Gestalt des Ganzen ist bedingt durch die meist längliche Form schon der einzelnen Zellen und die gegenseitige Anordnung derselben, kann aber im übrigen auf verschiedene Weise erreicht werden. Geradezu typisch ist die Anordnung der an sich gestreckten Antipoden in ihrer Längsrichtung hintereinander z. B.

bei *Gaillardia bicolor* (9, Fig. 7), *Telekia speciosa* (9, Fig. 11), *Chrysanthemum leucanthemum* (9, Fig. 15). Das Verhältnis des Quer- und Längsdurchmessers bewegt sich dabei innerhalb sehr weiter Grenzen, es kann 1:3 sein, aber auch 1:15, z. B. bei *Gaillardia,* ja ein noch viel ungleicheres wie bei *Galium triflorum* (22, Pl. 7, Fig. 7, 9).

Ich gebe hier kurz die hauptsächlichsten Merkmale und Verhältnisse an, die neben der langgestreckten Gestalt für die Bestimmung der Funktion wichtig sind, um nachher auf deren Interpretation zurückzukommen.

Der Inhalt der Antipoden ist nach Goldflus (9, pag. 34) bei den *Compositen* allgemein reich an Proteinstoffen, für einzelne Spezies wird ausdrücklich das dichte Plasma und der grofse Kern anderen Zellen gegenüber hervorgehoben. Stärkekörner verzeichnet Goldflus nie in den Antipoden der *Compositen,* Lloyd fand dagegen bei den einen *Rubiaceen*, z. B. *Callipeltis, Galium, Diodia,* viel Stärke in den Antipoden, bei den anderen, z. B. *Sherardia, Asperula, Rubia,* nur dichtes, körniges Plasma und einen grofsen Kern. Er sieht gerade in diesem Wechsel des Nährstoffgehaltes einen Beweis ihrer physiologischen Bedeutung (22, pag. 65).

Bei den *Compositen* sind die Antipoden allgemein seitlich von dem Embryosackepithel umgeben, welches das anliegende Gewebe resorbiert. Nur bei *Chrysanthemum leucanthemum* (9, pag. 30, Fig. 15) schliefst die Epithelhülle auch unter den Antipoden den Embryosack rund ab. Sonst stehen die Antipoden an ihrem unteren Ende unmittelbar mit der von Goldflus „Pseudochalaze" benannten, ausgesprochen als Leitgewebe ausgebildeten Nucellluspartie in Verbindung, die unten in das eigentliche Chalazagewebe übergeht, nahe der Endigung des Funiculusbündels (vgl. 9, pag. 10, 13, Fig. 4, 7, 13, 17, 20).

Wenn nun Goldflus in ihrem Schlufssatz (9, pag. 35) die Antipoden in diesem Zusammenhang als eine Art „suçoir" auffafst, so kommt sie damit der Wirklichkeit jedenfalls näher als wenn sie anderwärts die Antipoden mit den Epithelzellen zusammen als „cellules digestives" (9, pag. 34) bezeichnet mit einer Funktion, „qui est evidemment celle de digérer les couches internes de l'ovule" (9, pag. 35). Die Antipoden sind seitlich bis zu unterst vom Epithel umgeben, das sicher eine „fonction digestive" auf das aufserhalb liegende Gewebe ausübt, dagegen selbst so lange als die Antipoden erhalten bleibt, also von diesen keineswegs eine auflösende Wirkung erfährt. Eine solche Einwirkung der Antipoden auf das unten an sie herantretende Leitgewebe ist zwar nicht ganz ausgeschlossen, sie kann aber nur

unbedeutend sein, schon weil die Antipoden dasselbe nur mit schmaler Fläche berühren. Überdies bleibt das Leitgewebe seiner Funktion entsprechend auch länger erhalten und von der Resorption unberührt, wie Goldflus neben anderen besonders für *Dracopis amplexicaulis* (9, pag. 20) ausdrücklich angibt.

Dagegen ist die Hauptbedeutung der Antipoden durch ihre Gestalt, ihre Anordnung in einer Linie und durch ihren engen Anschlufs an das Leitgewebe und die Zuleitungsorgane überhaupt, sowie durch ihre Stellung im Embryosack, dem Endziele der Stoffleitung, deutlich gekennzeichnet. Ich bezeichne daher ihre Funktion als eine haustoriale, glaube aber darin mehrere Momente unterscheiden zu müssen. Am meisten tritt ihre Anpassung für die Stoffleitung hervor, einmal durch die gestreckte Gestalt und seriale Anordnung der Zellen, dann durch ihre Eingliederung in die Leitungsbahn zum Embryosack. Dafs aber die Antipoden nicht blofs passive Leitungsröhren sind, sondern auch die Stoffe aktiv in sich auf- und weiter saugen, bekundet ihr Gehalt an Plasma- und Kernmasse. Die häufige kolbenförmige Anschwellung der untersten Antipode dürfte als eine Oberflächenvergröfserung des Saugteiles zu betrachten sein. In diesen zwei Funktionen, der Aufsaugung und Weiterleitung der Nahrungsstoffe, besteht die Hauptarbeit dieses Antipodentypus, der dadurch zum haustorialen wird. Damit sind verwandte Funktionen nicht ausgeschlossen. Ich meine vor allem die Auflösung von benachbarten Gewebeteilen, um sie dadurch der Absorption fähig zu machen. Eine solche Tätigkeit steht zur Gesamtfunktion in naher Beziehung und ist als untergeordnete Nebenfunktion wohl möglich in manchen sonst typischen Fällen. Sobald sie aber stärker wird und daher in ihrer Umgebung leichter erkennbare Spuren zurückläfst, weichen die Antipoden auch von der typischen Ausbildung ab, ein Umstand, der für die Regel spricht. Als Beispiele hiefür nenne ich jetzt schon *Centaurea crocodylium* und *Dahlia gracilis* (9, pag. 13, 16).

Darin liegt schon eine Modifikation dieses Typus, der, wie ich aus allem den Eindruck gewinne, bei nahe stehenden Pflanzen vielerlei Abwechslung zeigt. Diese Mannigfaltigkeit, für welche im nächsten Abschnitt neue Beispiele beigebracht werden, hängt sicher auch mit der Natur der typischen Funktion zusammen, die selbst aus mehreren Teilfunktionen besteht.

B.

Ein vergleichender Blick auf die von Goldflus und Lloyd in ihren Arbeiten gebotenen Figuren zeigt uns schon eine reiche Aus-

wahl von Verschiedenheiten in der Ausbildung des III. Antipodentypus. Es ist nur nötig, dieselben nach bestimmten Gesichtspunkten zu ordnen, um sogleich Belege für die hauptsächlichsten Modifikationen und Kombinationen zu haben. Dieser orientierenden Zusammenstellung füge ich zugleich meine eigenen Untersuchungen ein.

Zunächst kann der Antipodenapparat nach Gestalt, Zahl und Anordnung der einzelnen Zellen Verschiedenheiten aufweisen, ohne dafs dadurch der Gesamtapparat vom Typus abweicht. Sehr selten scheinen alle drei Antipoden nach Gröfse und Gestalt gleich entwickelt in einer Reihe hintereinander zu liegen. Am ehesten ist dies noch der Fall bei *Telekia speciosa* (9, Fig. 11) und *Cacalia hastata* (9, Fig. 10). Gewöhnlich nimmt eine besonders gestrecke Antipode fast die ganze Länge ein, z. B. die mittlere der drei Zellen bei *Gaillardia bicolor* (9, Fig. 7), oder die unterste bei *Callipeltis cucullaria* (22, Pl. 6, Fig. 3—5), *Galium triflorum* (22, Pl. 7, Fig. 7, 9). Die beiden andern Antipoden sind entweder weniger gestreckt (*Gaillardia*) oder beinahe kubisch (*Galium*) oder liegen nicht hinter, sondern nebeneinander (*Callipeltis*). Wenn diese Antipoden sich verbreitern, deutet das schon eine Kombination mit dem II. Typus an.

Der Tendenz, eine längere Leitungsbahn herzustellen, entspricht die Aneinanderreihung vieler, oft kleiner und mitunter sogar in der Leitungsrichtung abgeplatteter Zellen. Dadurch kommt eine mehrgliederige Leitungsröhre zustande, die bei *Centaurea dealbata* und *macrocephala* (9, Fig. 3, 4) aus vier Zellen, bei *Senecio Doria* (9, Fig. 8), *Cineraria maritima* (9, Fig. 14) aus 8—11 Zellen besteht. Bei *Gaillardia* und *Cineraria* wird dasselbe Resultat erreicht; im letzteren Falle erfolgt die Stoffleitung in den Antipoden mehr schrittweise von Zelle zu Zelle, im ersteren erscheint die ununterbrochene Wanderung der Stoffe begünstigt. Das Vorkommen nur einer Antipode in rein typischer Ausbildung ist bis jetzt nicht bekannt.

Die eben angeführten Spezies mit sehr langem, drei- oder mehrgliederigen Antipodenapparat liefern Beispiele für jene Modifikation der Funktion, bei der es besonders auf den Weitertransport, die Stoffleitung ankommt. Bei einer Reihe anderer Pflanzen tritt hinwieder in dem Anschwellen des unteren Endes des Antipodenkörpers die Tätigkeit als Saugorgan mehr in den Vordergrund, z. B. bei *Leucanthemum palustre* (9, Fig. 23, 25), *Galium tinctorum, aparine* (22, Pl. 7, Fig. 10, 14). Einen aus 20—25 Zellen bestehenden, deutlich als „suçoir" entwickelten Antipodenapparat besitzt *Galatella rigida* (9, pag. 19, Fig. 19), ebenso *Morina longifolia* (2, pag. 66,

Fig. 62—64), nur stechen bei letzterer zwei Begleiterscheinungen besser hervor: die innige Verbindung der Antipoden mit einem Strang langgestreckter Zellen und das Zurücktreten einer Resorptionswirkung, indem zwischen den Antipoden und dem Epithel noch lange eine Nucellusschicht erhalten bleibt.

Da die resorbierende Tätigkeit vorwiegend dem I. Antipodentypus eigen ist, wie die verarbeitende dem II., so mufs man jene Fälle, in welchen diese Funktionen mit derjenigen des III. Typus vorkommen, als Kombinationen auffassen. Hieher gehören die schon (pag. 249) erwähnten *Centaurea crocodylium* und *Dahlia gracilis*. Für letztere mufs besonders der Mangel eines „cordon conducteur" unter den Antipoden und die Anordnung der zwei- bis mehrkernigen drei Antipoden in zwei Etagen auffallen (9, pag. 16). Auf die nahen Beziehungen, in welchen die Antipoden des I. Typus vielfach zu den Haustorien stehen, ist schon (pag. 225) hingewiesen worden. Bei den *Plantago*-Spezies finden sich verschiedene „haustoriale" Anordnungen der Antipoden neben einander vor (2, Fig. 45—54).

Neues Interesse bietet eine Reihe von Kombinationen des III. mit dem II. Typus, für die meine Untersuchungen die meisten Beispiele lieferten. Bei der Vereinigung der haustorialen und verarbeitenden Funktion in einem Apparat treten diese verschieden stark hervor. So haben wir einerseits Antipoden des II. Typus mit geringer Abweichung nach dem III. Typus hin wie bei den *Ranunculeen*, anderseits Antipoden des III. Typus, deren oberster Teil, einer oder mehreren Zellen angehörend, durch eine stärkere Entwicklung in die Breite sich dem II. Typus nähert, z. B. *Scorzonera alpina* (9, Fig. 20), *Diodia Teres* (22, Pl. 13, Fig. 5, 6). In gewissem Sinne in der Mitte zwischen beiden Typen stehen die im folgenden beschriebenen Kombinationen, unter denen wieder eine grofse Mannigfaltigkeit herrscht nach der Zahl der Antipoden und der Art ihrer Beteiligung an der Kombination.

An erster Stelle ist das Vorkommen einer einzigen Antipode in dieser kombinierten Ausbildung zu behandeln, und zwar bei *Torenia* in Weiterführung des bereits (pag. 223 f.) über deren Entwicklungsgang Gesagten. In welchem Stadium die Antipode ihre bleibende Gestalt erlangt, konnte nicht genau festgestellt werden; es scheint bald nach der Befruchtung der Fall zu sein. Von da an bleibt sich die Antipode bis in die ältesten Stadien ziemlich gleich. Sie ist überall von einer festen Membran umgeben, die sich mit Jod-Jodkalium allein und mit H_2SO_4 dazu tief gelb färbt. In ihrem reichen

plasmatischen, mit einem Kern versehenen Inhalt fand ich nie Stärke Die vermittelnde Stellung dieser Antipode bekundet sich durch ihren Zusammenhang mit dem Inhalt des Embryosackes und mit dem Leitstrang der Raphe. Letzterer besteht aus einem bis 10 Zellen breiten Streifen gestreckter parenchymatischer Zellen mit Cellulosewänden. In der Chalaza laufen diese Leitzellen ausschliefslich auf den Antipodenstiel zu, der sich seinerseits ihnen zukrümmt (Fig. 27—29). Der reiche Inhalt und der enge Anschlufs des Antipodenstieles an dieses Leitgewebe lassen über seine Bedeutung als haustorialen Teil der Antipode keinen Zweifel zu, umsoweniger als die Funktion dieses Organs von Balicka-Iwanowska (2, pag. 54) unter dem Namen eines Endospermhaustoriums erkannt wurde. An die frei in den Embryosackraum hineinragende Antipodenblase schliefst sich das Endosperm so eng an, dafs es beim Isolieren der Antipode daran hängen bleibt, während es sich von der Embryosackwand bzw. dem Epithel leicht loslöst (Fig. 27). Inhalt und Membranen des Endosperms verhalten sich chemisch wie die der Antipode. Das Endosperm bildet zuerst ein wenigzelliges lockeres Gewebe mit spärlichem Inhalt. Später, wenn das Epithel nicht mehr unterscheidbar ist, füllt es als weitmaschiges Gewebe den kugeligen Teil des Embryosackes aus. Das Embryokügelchen, dessen langer dünner Suspensor sich zwischen den Einschnürungszellen hindurch weiter verfolgen läfst, liegt in der Mitte des Endosperms (Fig. 28). Die Antipode ist auch in diesen Stadien deutlich sichtbar und, selbst während der Embryo schon Anfänge der Kotyledonen zeigt, noch inhaltsreich. Zwischen den beiden *Torenia*-Spezies fand ich aufser dem Mikropylenhaustorium der einen in diesen späteren Stadien keinen Unterschied. Auffallend ist das durchweg lockere Endosperm. Offenbart sich darin vielleicht eine Abhängigkeit desselben von der quantitativ geringen Leistungsfähigkeit der einen Antipode und von dem Mangel eines eigentlichen Gefäfsstranges im Funiculus?

Einen Fingerzeig zur Bejahung dieser Frage finde ich in dem Auftreten ebenfalls nur einer Antipode bei verschiedenen *Zingiberaceen,* die ein starkes Perisperm, aber nur ein schwaches Endosperm besitzen. Von diesen untersuchte ich eine *Costus*- und zwei *Elettaria*-Spezies von Java. Bei *Elettaria* (Fig. 33) steckt die verhältnismäfsig kleine Antipode mit ihrem kurzen dicken Stiel in einem Postament direkt über der Endverzweigung des Funiculusgefäfsbündels in der Chalaza, auch wenn die Samenanlage durch den Druck ihrer Nachbarinnen sehr unsymmetrisch entwickelt ist. Der Inhalt der Antipode

ist sehr dicht und in den meisten Fällen, wohl infolge der Konservierung, kontrahiert. Die Reaktionen ergaben die gleichen Resultate wie bei *Torenia;* die Postamentzellen färbten sich mit Jod-Jodkalium und H_2SO_4 grünlichblau wie bei den *Ranunculaceen.* Bei *Costus,* dessen Antipode sich ähnlich verhält (Fig. 34), laufen die Zellen zwischen der Chalaza und dem Antipodenpostament zwar ohne besondere Streckung in dieser Richtung, aber doch deutlich auf das letztere zu und sind reich an Stärke, die hingegen im Embryosack fehlt. Bei *Elettaria* gehen die Zellreihen in der Chalazagegend seitwärts in das Perisperm über und sind unmittelbar unter dem Antipodenpostament eher senkrecht als parallel zur Verbindungslinie zwischen Chalaza und Antipode orientiert. Demnach würde die Antipode wegen ihrer Stellung von dem Chalazastrom zwar nicht unversorgt bleiben, aber doch nicht die Hauptmasse desselben erhalten, da demselben im Interesse der stärkeren Perispermbildung eine andere Richtung gewiesen ist.

Ein drittes Beispiel einer einzelnen Antipode fand ich bei *Tofieldia calyculata* (Fig. 30—32). Sehr wahrscheinlich rührt hier die Einzahl der Antipoden von der frühen Auflösung der zwei andern Antipodenkerne her; denn schon sehr bald, vor der Membranbildung um die Antipode, sind im spitzen Embryosackende die zwei untern Antipodenkerne nur undeutlich sichtbar, der dritte, oberste Kern ist dagegen grofs und deutlich (Fig. 30). Auch nach Entstehen der Membran waren oft innerhalb derselben 2—3 Kerne zu sehen, meistens aber nur einer. Die Antipode reicht mit ihrem Stiel, an dessen Seiten sich die epithelartig den Embryosack umgebenden Nucelluszellen fortsetzen, bis zur Insertionshöhe des innern Integumentes hinab. Wie bei *Torenia* besteht hier das Raphebündel aus gestreckten Parenchymzellen, es enthält in keinem Stadium Gefäfse. Zur Zeit des 2—4-zelligen Embryos ist die Antipode oben stark verbreitert und von dem Endosperm bedeckt, das in einem dünnen Beleg, mit etwa 4 Kernen im Längsschnitt, den Embryosack auskleidet (Fig. 32). Die Reaktion ergab Stärke in den Integumenten und in der Chalaza. Diese Verhältnisse entsprechen im allgemeinen denen von *Torenia* und wären ebenso zu deuten. Von Hofmeister wird die Einzahl der Antipoden als Regel angegeben bei *Najas major, Hippeastrum aulicum, Bonapartea juncea* (19, pag. 676).

Der Gestalt nach unterscheiden sich von dieser einzelnen Antipode nicht wesentlich die in der Dreizahl vorhandenen gestielten Antipoden, die sehr häufig sind. Von den *Ranunculaceen* gehören

hierher: *Anemone nemorosa* und *hepatica* (Fig. 11—14), *Caltha palustris, Aconitum lycoctonum* und *napellus*. Bei *Anemone nemorosa* sind die Stiele kurz und stumpf, bei den andern laufen sie spitzig zu. Von *Anemone hepatica* bot eine anormal atrop ausgebildete Samenanlage ein interessantes Bild (Fig. 14). Integument und Eiapparat sind zurückgeblieben, die Antipoden sind sehr grofs, mit durch Jod-Jodkalium stark gelb gefärbtem Inhalt ganz gefüllt und mit mehreren Kernen ausgestattet, ihre Stiele sind zugespitzt und in das Chalazagewebe eingekeilt, das weiter unten eine fächerige Orientierung der Zellen zeigt. — Die von Osterwalder (23, pag. 39) bei *Aconitum napellus* ausführlich geschilderten Erscheinungen, die er als Beweise für die ernährungsphysiologische Rolle der Antipoden betrachtet (vgl. 34), sprechen, näher besehen, speziell für eine kombinierte haustoriale-verarbeitende Funktion derselben.

Ähnliche Antipoden kommen in starker Ausbildung bei den *Borraginaceen* und *Solanaceen* vor. Am gröfsten und denen von *Anemone* am ähnlichsten sind die Antipoden von *Symphytum officinale* (Fig. 35—38). Während sie in jüngern Stadien seitwärts unten im Embryosack stecken, rücken sie später wie bei *Ranunculus acer* durch das einseitige Wachstum der Samenanlage weiter hinauf, immer so, dafs sie direkt über der Einmündung des Funiculusbündels stehen. Schliefslich befinden sie sich im obern Drittel des Embryosackes (Fig. 38). Der gefäfsreiche Leitstrang des Funiculus verzweigt sich sogleich nach dem Eintritt in die Samenanlage über ihre ganze Oberfläche, so dafs die Antipoden mit dem angrenzenden Gewebe mitten in den unter ihnen auseinandergehenden Gefäfsbündelstrahlen sitzen. Die Antipoden sind immer noch ohne Spuren des Zerfalles vorhanden, wenn der grofse, ovale Embryo schon Anfänge der Samenlappen zeigt. Später, wenn der Embryo nach der raschen Entwicklung der mächtigen Kotyledonen den ganzen Embryosack ausfüllte, konnte ich die Antipoden nicht mehr finden. — Bei *Pulmonaria officinalis* liegen die mehr allmählich als plötzlich in den stumpfen Stiel zulaufenden Antipoden in dem schmalen Teil des Embryosackes, unter welchem das Gefäfsbündel eintritt (Fig. 39). Diese dem Embryo diametral gegenüberliegende Anheftungsstelle behalten sie bei, da der Embryosack nicht einseitig herabwächst.

Die grofsblasigen Antipoden von *Hyoscyamus niger* sitzen, nach der Befestigungsstelle hin verjüngt, etwas seitwärts einer optisch scharf hervortretenden Zellgruppe auf (Fig. 40). Diese Zellgruppe kommt auch bei *Atropa belladonna* und *Solanum dulcamara* (Figur 41) unter

gleichen Verhältnissen vor. Ihre Membranen zeigen bei der letzteren Spezies eine feine körnige Zeichnung, die nach genaueren Untersuchungen sehr wahrscheinlich von den feinen Tüpfeln der sonst cutinähnlichen Membran herrührt. Physiologisch ist diese Tüpfelung nicht mifsverständlich, zumal bei all diesen *Solanaceen* zwischen dem Ende des Raphebündels und dieser Zellgruppe ein Leitungsgewebe besteht. In Stadien mit einem vielzelligen Embryo waren diese Zellen noch deutlich, die Antipoden waren aber nicht mehr vorhanden.

Um auch aus dem Kreise der *Monokotylen* einige Beispiele zu erwähnen, sei hingewiesen auf die Untersuchungen Westermaiers über *Crocus vernus* (31, pag. 21). Aus dem chemischen und anatomischen Verhalten der Samenanlage geht hervor, dafs die birnenförmigen Antipoden „wahrscheinlich die alleinige Eintrittsstelle für einwandernde Stärke etc. darstellen". Im Embryosack selbst wurde keine Stärke nachgewiesen. Ganz gleiche Verhältnisse fand ich bei *Scilla bifolia.* Überhaupt scheint diese Kombination der Antipoden bei den *Liliaceen,* aus der Literatur (z. B. 32, pag. 268 ff.) und gelegentlichen Beobachtungen zu schliefsen, häufig zu sein.

Nimmt bei diesen Beispielen jede Antipode an der Bildung der Kombination ganz und in gleicher Weise teil, so tragen bei andern Pflanzen die einzelnen Zellen in verschiedener Weise zur Herstellung des kombinierten Antipodenapparates bei, indem die einen nur den gestreckten Saugstiel, die andern allein oder mit einem Teil der ersteren zusammen den Blasenteil bilden. Dies geschieht meist bei Vermehrung der Antipoden über die Normalzahl, z. B. bei *Inula Helenium* (9, Fig. 1, 13), wo von den vier Antipoden die zwei unteren übereinander den Stiel, die zwei oberen nebeneinander die Blase ausmachen. Die *Rubiaceen* bieten Beispiele für die verschiedensten Arten der Anordnung zu dieser Kombination. So zeigt *Houstonia coerulea* (22, Pl. 14, Fig. 9) drei gleiche birnenförmige Antipoden nebeneinander, bei *Callipeltis cucullata* (22, Pl. 5, Fig. 9), *Rubia tinctoria* (22, Pl. 10, Fig. 5) bildet die unterste Antipode allein den sehr langen Stiel und ihr oberes, etwas verdicktes Ende mit den beiden anderen kubischen Antipoden den Blasenteil. *Asperula azurea* weicht von diesen Gattungen und den anderen *Asperula*-Arten dadurch ab, dafs die zwei oberen Antipoden zu sehr grofsen kugeligen Blasen werden. Während ihres Wachstums verschaffen sie sich Raum und Nahrung durch die Auflösung des benachbarten Gewebes (22, pag. 41). Bei den anderen *Asperula*-Arten schwankt die Zahl der Antipoden zwischen drei und sieben und ihr Verhalten ist sehr verschieden. Oft bilden mehrere

zusammen den Blasenteil, oft sind sie schlank und in zwei Reihen angeordnet. Bei *Diodia Virginiana* und *teres* (22, Pl. 12, Fig. 6, 7, 11, 12; Pl. 13, Fig. 5, 6) sind 4—10 Antipoden vorhanden, entweder alle länglich und in Reihen geordnet als Leitzellen, oder es lagern sich über einer langen haustorialen Zelle mehrere kleinere Zellen zu einem massigen Kolben zusammen. Dafs die Betrachtung der *Rubiaceen*-Antipoden unter diesen Gesichtspunkten als Kombinationen richtig ist und mit den Resultaten des Autors übereinstimmt, geht aus dessen Schlufssätzen hervor (22, pag. 64 f. a, b, c), in denen sie als Leit-, Nähr- und Absorptionszellen aufgeführt werden.

Es erübrigt noch ein ähnlicher Nachweis für die Arbeit von Ikeda über *Tricyrtis hirta.* Dieselben Vorgänge, aus welchen die resorbierende Tätigkeit der Antipoden erschlossen wurde, wiederholen sich hier: „The nucellar cells surrounding the conducting passage degenerate probably on account of enzymes secreted by the antipodals" (20, pag. 66). Mit den Antipoden des I. Typus zeigen die von *Tricyrtis* Ähnlichkeit durch den Mangel oder die Zartheit der Membran, soviel aus den Figuren ersichtlich ist; im Text vermisse ich jede Angabe hierüber. Der haustorialen Funktion sind sie durch ihre Birnenform und ihre Einkeilung in das Leitgewebe angepafst. Die Beweismomente hiefür und besonders für die verarbeitende Tätigkeit derselben zusammenfassend, schliefst Ikeda: „All justify the conclusion that the antipodals in *Tricyrtis hirta* are the centre of absorption of raw materials, their elaboration into the proper form and the means of the transmission of food to the proper place" (20, pag. 66). Damit erweist sich *Tricyrtis hirta* als Beispiel einer Kombination aller drei Antipodentypen und zeigt zugleich, wie deren Funktionen zusammenwirken.

Im allgemeinen folgt aus dieser Darlegung die Berechtigung, eine Ausbildungsweise der Antipoden als einen anatomisch-physiologischen Typus derselben zu betrachten, wenn die anatomisch-physiologischen Merkmale nach einer der drei Richtungen hin vorwiegen.

C.

Die Verhältnisse der Samenanlage, zu welchen die haustorialen Antipoden Beziehungen erkennen lassen, sind bei den Hauptvertretern dieses Typus, den *Compositen* und *Rubiaceen* etwas verschieden, stellen aber die gleichen physiologischen Forderungen in der Antipodengegend.

Für die *Compositen* vergleicht bereits Goldflus die Gröfse des Embryosackes und der ganzen Samenanlage (9, pag. 7). Der gegen-

über dem ganzen Samen sehr kleine Embryosack ist wegen seiner apikalen Lage an der Mikropyle von dem Chalazaende weit entfernt. Das Rapheleitbündel steigt aber bis zu unterst in die Chalaza hinab (vgl. 9, pag. 13; *Centaurea alpina*). Die nötige Verbindung zwischen dem nahrungsbedürftigen Embryosack und dem in die Chalaza geleiteten Nahrungsstrom wird nun hergestellt einerseits durch das Leitgewebe („tissu conducteur, pseudochalaze") über der Chalaza und anderseits durch den raketenförmig zugespitzten und an dieses Leitgewebe anschliefsenden Embryosack selbst. In der Spitze des letzteren stecken die serial entwickelten Antipoden als Haustorialapparat.

Bei den *Rubiaceen* zeigt der fertige Embryosack eine ähnliche Lage und Gröfse, aber infolge eines besonderen Entwicklungsganges (22, pag. 63). Bei den *Galieen* und bei *Diodia* bricht die zum Embryosack bestimmte Makrospore, die nahe der Chalaza entsteht, die Kernwarze durch und wandert in die Spitze der Mikropyle, so dafs sie mit ihrem Hauptteil von der Chalaza weit abliegt. Die Verbindung mit dem in der Chalaza endenden Leitbündel wird nun dadurch hergestellt, dafs der Antipodenapparat mit einer oder mehreren seiner Zellen schlauchförmig abwärts wächst, bis er mit seinem Saugende der Chalaza nahe kommt. Welche Entfernungen dabei überbrückt werden müssen, zeigen die Figuren von *Galium triflorum* (22, Pl. 7, Fig. 9) und *Diodia Virginiana* (22, Pl. 12, Fig. 6, 8, 9). Aus denselben ist zugleich zu ersehen, wie die Verbindung hergestellt wird, bei *Galium* durch die aufserordentliche Länge der untersten Antipode allein, bei *Diodia* dadurch, dafs sich an den mehrzelligen gestreckten Antipodenkomplex die Archesporzellen anschliefsen, von denen aus hinwieder die gestreckten Chalazazellen bis zum Gefäfsbündelende gehen (22, pag. 50 f.). Deutlicher kann das Bestreben, die weitentfernte Nahrungsquelle aufzusuchen und mit der Verbrauchsstelle zu verbinden, nicht zum Ausdruck kommen. Die in der Gestaltung der Antipoden von den vorigen verschiedenen *Houstonia* und *Richardsonia* weichen auch durch die Entwicklung des Embryosackes „in situ" von den übrigen *Rubiaceen* ab (22, pag. 63).

In bezug auf das Embryosackepithel verhalten sich die beiden Hauptvertreter des III. Antipodentypus ganz verschieden. Bei den *Compositen* macht das allgemein und stark entwickelte Epithel seine Tätigkeit durch die Auflösung der angrenzenden Integumentzellen bemerkbar. Den *Rubiaceen* fehlt ein solches Epithel vollständig. Treten andere Organe an dessen Stelle stärker entwickelt auf? Schon die Antipoden allein sind mächtiger und durch den meist direkten

Anschlufs an das Chalazagewebe leistungsfähiger. Der Reichtum und die Beschaffenheit ihres Inhaltes und desjenigen des Embryosackes — es findet sich häufig Stärke — beweisen, dafs die Tätigkeit der Antipoden im Transport unverarbeiteter Nahrung beinahe aufgeht.

Im ganzen läfst sich bei den *Rubiaceen* eine Stufenleiter von Ernährungseinrichtungen, die einander der Reihe nach ablösen, erkennen. Zuerst sind es die nicht zur Weiterentwicklung gelangenden Archesporzellen, die entweder schon bald vom Embryosack aufgezehrt werden oder ihm eine Zeitlang als Haustorien dienen wie bei *Diodia;* an sie schliefsen sich örtlich und zeitlich die Antipoden an; mit der Bildung des Endosperms übernimmt eine periphere Schicht seiner Zellen (22, pag. 66) die Auflösung und Absorption des benachbarten Integumentes; der rasch wachsende Embryo besitzt einen stark entwickelten Suspensor, dessen Zellen seitwärts zwischen die Endospermzellen eindringen. Eine Ausnahme bildet teilweise *Diodia,* deren Suspensor fadenartig dünn bleibt (22, pag. 52). Wie zur Bestätigung der Regel geht hier das Wachstum des Embryo in den jüngeren Stadien auffallend langsam, und erst später, wenn die Kotyledonen sich bilden, rascher vor sich.

Werfen wir noch einen Blick auf die Pflanzen des I. und II. Antipodentypus, um ihre eventuellen stellvertretenden haustorialen Apparate mit dem III. Typus zu vergleichen. Schon bei *Anemone, Aconitum, Symphytum, Scilla, Elettaria,* die neben dem überwiegenden Blasenteil noch einen Saug- oder Stielteil der Antipoden haben, tritt das Bedürfnis eines langgestreckten Saugorgans stark zurück, indem die Antipoden ohnedies der Endverzweigung des Funiculusbündels nahe sind. Der kurze Zwischenraum wird von einem Leitgewebe eingenommen. Oft, wie bei *Symphytum,* scheint der kurze, dicke Stiel der Antipoden fast ebenso sehr der dauernden Befestigung in der Nähe der Nahrungsquelle als der Herstellung eines Haustoriums zu dienen. Bei den übrigen *Ranunculaceen* und bei den *Gramineen* sind die Antipoden der Chalaza mit ihren Gefäfsen von Anfang an nahe und bleiben es bei dem weiteren Wachstum des Embryosackes. Stielbildung ist daher selten oder nur andeutungsweise vorhanden. Auch im Endosperm und an der Keimanlage treten bei der langsamen Entwicklung der letzteren keine haustorialen Einrichtungen auf.

Mannigfaltiger sind die Verhältnisse bei den Pflanzen des I. Antipodentypus. Bei einem Teile derselben, den *Cruciferen* und *Papilionaceen,* rückt durch die Resorption des Nucellus die Basis des

Embryosackes der Chalaza und ihrem Gefäfsbündel immer näher; es fehlen da haustoriale Organe. Bei dem gröfsten Teil der von Balicka-Iwanowska und Billings untersuchten Pflanzen kommt es in der Chalazaregion zur Bildung von Endospermhaustorien. Diese sind durch ihre Gestalt und Inhaltsbeschaffenheit den haustorialen Antipoden recht ähnlich. Man vergleiche diesbezüglich *Bartsia alpina* (2, Fig. 30) mit *Leucanthemum lacustre* (9, Fig. 25), *Rhinanthus minor* (2, Fig. 37) mit *Galium tinctorum* (22, Pl. 7, Fig. 10). Da die Tätigkeit der Endospermhaustorien im allgemeinen in eine spätere Zeit fällt als die der Antipoden und daher auch quantitativ mehr zu leisten hat, sind diese auch reicher und stärker entwickelt als die Antipodenhaustorien. Auf andere Wechselbeziehungen ist schon früher (pag. 225, 244) hingewiesen worden. Mit den Chalazahaustorien treten bei diesen Pflanzen oft auch Mikropylenhaustorien auf. An ihrer Bildung beteiligen sich: das Endosperm (vgl. 2, pag. 55; 3, pag. 58) oder der Suspensor (vgl. 1, pag. 16) oder selbst die Synergiden (vgl. 1, pag. 2; 3, pag. 60).

In manchen Fällen eines mehrzelligen Archespors nehmen die Archesporzellen als Haustorien an der Ernährung des Embryosackes teil, z. B. bei *Diodia Virginiana* und *Houstonia*. Bei diesen liegen sie direkt unter den Antipoden und besitzen mit ihnen dasselbe Aussehen und dieselbe Funktion (vgl. pag. 257).

Als letztes, geradezu frappantes Beispiel für die Wechselbeziehung zwischen den Antipoden und analogen Organen kann ich, auf die Auffassung Goebels gestützt, *Casuarina* anführen, bei der Antipoden bekanntlich fehlen. „Die Makrosporialhaustorien treten an ihre Stelle“ (8, pag. 802).

Schlufs.

Durch die vergleichende Betrachtung der Antipoden an sich und im Zusammenhange mit den Einrichtungen und Verhältnissen der Samenanlage überhaupt gelang es, neue und umfassendere Beweise für die ernährungsphysiologische Bedeutung der Antipoden und eine klarere Einsicht in die Art ihrer Funktion zu gewinnen. Dabei ergab sich, dafs folgende drei anatomisch-physiologische Antipodentypen zu unterscheiden sind:

I. Typus. Die Antipoden bleiben auf dem untersten Differenzierungsgrade stehen als nackte Protoplasten oder lose Zellen. Ihre Funktion besteht vorwiegend in der Auflösung oder Resorption des Nucellus. Hieher gehören besonders die Antipoden

der *Orchideen*, *Cruciferen*, *Geraniaceen*, *Linaceen*, *Papilionaceen*, *Primulaceen*, *Polemoniaceen* und *Scrofulariaceen*.

II. Typus. Die wohldifferenzierten Antipodenzellen schließen sich zu einem rundlichen Zellkomplex zusammen, der die Verarbeitung oder Umwandlung der dem Embryosack zugeführten Stoffe zur Hauptaufgabe hat. Dieser Typus ist vertreten durch die *Gramineen*, *Araceen*, *Ranunculaceen*, *Mimosaceen*, *Caesalpiniaceen* und überwiegt auch in der Kombination mit dem III. Typus bei den *Liliaceen*, *Iridaceen*, *Zingiberaceen*, *Borraginaceen*, *Solanaceen*.

III. Typus. Die Antipodenzellen sind einzeln oder insgesamt von langgestreckter Gestalt und dienen dem Embryosack vorwiegend als Haustorien. Diesen Typus zeigen meistens die Antipoden der *Rubiaceen* und *Compositen*.

In diese drei Typen, deren Modifikationen und Kombinationen können, so weit ich das Gebiet überblicke, alle bekannten Fälle eingereiht werden.

Der jeweilige Ausbildungsgrad der Antipoden erweist sich als ein Glied im Gesamtorganismus der embryonalen Ernährungseinrichtungen. In diesem Organismus teilen sich die Antipoden und die übrigen morphologischen Glieder der Samenanlage bei den systematischen Pflanzengruppen in verschiedener Weise in die Aufgaben desselben, immer stehen sie nach Bau und Funktion untereinander und mit der ganzen Ernährungsweise in wechselseitiger Beziehung.

Die Untersuchungen zu der vorliegenden Arbeit wurden im botanischen Institut der Universität Freiburg in der Schweiz unter der Leitung des Herrn Professor Dr. M. Westermaier ausgeführt. Meinem hochverehrten, leider allzu früh verstorbenen Lehrer bleibe ich zu innigem Danke verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. Areschoug, F. W. C., Det fanerogama embryots nutrition. Lunds Univ. Arsskrift, Tom. XXX, 1894.
2. Balicka-Iwanowska, G., Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopetales. Flora, Bd. 86, 1899.
3. Billings, H. F., Beiträge zur Kenntniss der Samenentwicklung. Flora, Bd. 88, 1901.
4. Campbell, D. H., Notes on the structure of the Embryosack in Sparganium and Lysichiton. Bot. Gaz., tom. 27, 1899.
5. — Studies on the Araceae. Ann. of Bot., vol. XIV, 1900.

6. Correns, C., Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mais. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 17, 1899.
7. Ernst, A., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L. Flora, Bd. 88, 1901.
8. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.
9. Goldflus, M., Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées. Journ. de Bot., tom. XII—XIII, 1898—99.
10. Guignard, M. L., Recherches d'embryogénie végétale comparée: Légumineuses. Ann. d. scienc. nat. 6. Sér. Bot., Tom. XII, 1881.
11. — Sur l'origine du sac embryonnaire et le rôle des antipodes. Bull. d. l. soc. bot. d. France, tom. 28, 1881.
12. — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. d. scienc. nat. 6. Sér. Bot., Tom. XIII, 1882.
13. — Nouvelles recherches sur la double fécondation chez les Végétaux angiospermes. Extr. d. Compt. rend. des séances de l'Acad. d. Sc., tom. CXXXI, 1900.
14. — La double fécondation dans le Maïs. Extr. du Journ. de Bot., tom. XV, 1901.
15. — La double fécondation chez les Renoncolacées. Journ. de Bot. tom. XV, 1901. Referat: Bot. Centralbl., Bd. 89, 1902.
16. Haberlandt, G., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.
17. — Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1896.
18. Hegelmaier, Untersuchungen über die Morphologie des Dikotyledonen-Endosperms. Nova Acta d. ksl. leop. carol. D. Akad. d. Naturf., Bd. XLIX, 1885.
19. Hofmeister, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. Leipzig 1861.
20. Ikeda, T., Studies in the Physiological Functions of Antipodals and the Phenomena of Fertilization in Liliaceae. I. Tricyrtis hirta. Bull. of the Agric. College, Vol. V. Tokyo 1902.
21. Klercker, J. E. F., Sur l'anatomie et le developpement de Ceratophyllum. Stockholm 1885.
22. Lloyd, F. E., The comparative Embryologie of the Rubiaceae. II. Part. Memoirs of the Torrey Bot. Club, Vol. VIII, 1902.
23. Osterwalder. A., Beiträge zur Embryologie von Aconitum Napellus L. Flora, Bd. 85, 1898.
24. Rosenberg, O., Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.
25. — Über die Embryologie von Zostera marina L. Stockholm 1901.
26. Schnegg, Beiträge zur Kenntnis von Gunnera. Flora, Bd. 89, 1902.
27. Strasburger, E., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Ztg., 1900.
28. — Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 37, 1902.
29. — Das kleine botanische Praktikum. Jena 1902.
30. Vries, H. de, Sur la fécondation hybride de l'endosperme chez le Maïs. Rev. gén. de Bot., 1900. Referat: Bot. Ztg., 1900.
31. Westermaier, M., Zur Embryologie der Phanerogamen, insbesondere über die sogenannten Antipoden. Nova Acta d. kls. leop. carol. D. Akad. der Naturf., Bd. LVII, 1890.
32. — Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe. Beiträge zur wissensch. Bot. von Fünfstück, Bd. I, Abt. 2, 1896.
33. — Berichtigung zu meiner Arbeit „Zur Physiologie und Morphologie der Angiospermen-Samenknospe." Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XIV, 1896.
34. — Historische Bemerkungen zur Lehre von der Bedeutung der Antipodenzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XVI, 1898.
35. Wiegand, K. M., The development of the Embryosac in some Monocotyledonous Plants. Bot. Gaz., vol. 30, 1900. Referat: Bot. Ztg., 1900.

Erklärung der Figuren.

Tafel I und II.

a Antipoden, *ap* Antipodenpostament, *bs* blaugefärbter Antipodenstiel, *ch* Chalaza, *chg* Endverzweigung des Chalazagefäfsbündels, *e* Embryo, *ed* Endosperm, *eis* Einschnürungszellen, *ep* Embryosackepithel, *es* Embryosack, *gb* gelbgefärbter Blasenteil der Antipoden, *gp* Gewebepfosten, *i* Integument, *ie* äufseres, *ii* inneres Integument, *l* Leitgewebe zu den Antipoden, *n* Nucellus, *rl* Rapheleitstrang (gefäfsfrei), *rg* Raphegefäfsbündel, *s* Suspensor, *sb* Suspensorblase.

Fig. 1. *Capsella bursa pastoris*. Schnitt durch die Samenanlage zur Befruchtungszeit. Vergr. 130.
„ 2. — Nucellusresorption bei *gp* angelangt. Vergr. 100.
„ 3—5. *Raphanus raphanistrum*. Samenanlage. Fortschreitende Resorption des Nucellus. Vergr. 90, 160, 70.
„ 6. *Alisma Plantago*. Embryo. *d* dünne Stelle der *sb*. Vergr. 200.
„ 7. *Ranunculus bulbosus*. Samenanlage vor der Befruchtung. Vergr. 30.
„ 8. *Ranunculus auricomus*. Samenanlage mit Endospermgewebe. Vergr. 20.
„ 9. *Ranunculus acer*. Samenanlage kurz vor der Gewebebildung im Endosperm. Vergr. 25.
„ 10. — Die Orientierung der Endospermzellen. Vergr. 10.
„ 11. *Anemone nemorosa*. Die drei Antipoden isoliert. Vergr. 110.
„ 12. — Eine Antipode isoliert. Vergr. 110.
„ 13. *Anemone hepatica*. Normale Samenanlage nach der Befruchtung. Vergr. 25.
„ 14. — Anormal atrope Samenanlage. Vergr. 55.
„ 15. *Loxococcus rupicola*. Samenanlage. Die Antipoden auf dem Gewebeteller. Vergr. 20.
„ 16. *Pinanga moluccana*. Samenanlage. Vergr. 15.
„ 17. *Avena pubescens*. Samenanlage kurz nach der Befruchtung. Vergr. 90.
„ 18. — Embryosack etwas später als Fig. 17. Vergr. 70.
„ 19. *Anthoxanthum odoratum*. Samenanlage. Vergr. 70.
„ 20. *Triticum repens*. Samenanlage vor der Befruchtung. Vergr. 130.
„ 21. — Embryosack einige Zeit nach der Befruchtung. Vergr. 60.
„ 22. — Vielzellige Antipoden. Vergr. 110.
„ 23. *Hordeum murinum*. Samenanlage mit dreizelligem Embryo. Vergr. 15.
„ 24—28. *Torenia*. Die fortlaufenden Stadien der Samenanlage. Vergr. 235, 125, 165, 130, 115.
„ 25. — Species mit dem Mikropylenhaustorium. Vergr. 125.
„ 29. — Die Antipode von Fig. 28 in der Chalaza. Vergr. 170.
„ 30—32. *Tofieldia calyculata*. Drei Stadien der Samenanlage nacheinander. Vergr. 155, 120, 80.
„ 33. *Elettaria* spec. Die Antipode auf dem Postament mit kontrahiertem Inhalt. Vergr. 220.
„ 34. *Costus* spec. Die Antipode von Endosperm überzogen. Vergr. 220.
„ 35. *Symphytum officinale*. Samenanlage mit mehrzelligem Embryo. Vergr. 20.
„ 36. — Die Antipoden von Fig. 35. Die punktierte in tieferer Einstellung. Vergr. 70.
„ 37. — Samenanlage mit lockerem Endospermgewebe. Vergr. 35.
„ 38. — Samenanlage kurz vor Entwicklung der Kotyledonen. Vergr. 15.
„ 39. *Pulmonaria officinalis*. Samenanlage mit vielzelligem Embryo. Vergr. 25.
„ 40. *Hyoscyamus niger*. Embryosack nach der Befruchtung. Vergr. 110.
„ 41. *Solanum dulcamara*. Zellen mit Tüpfeln an der Chalazaspitze des Embryosackes. —> Richtung des Leitgewebes. Vergr. 370.

Über die Verbreitung der unentbehrlichen anorganischen Nährstoffe in den Keimlingen von Phaseolus vulgaris. I.

Von **Leopold Ritter von Portheim** (Biologische Versuchsanstalt in Wien)
und **Dr. Max Samec.**

In der umfangreichen Literatur über die Rolle, die den unentbehrlichen anorganischen Nährstoffen im Lebensprozesse der Pflanzen zukommt, finden wir eine Menge Hypothesen und Ansichten über die Funktion des Kalkes angegeben. Mit dem Fortschreiten unserer Erkenntnis auf dem Gebiete der Ernährungsphysiologie hat sich aber gezeigt, dafs vielen von diesen Anschauungen eine allgemeine Giltigkeit nicht beizumessen ist. So ist z. B. durch den Befund von Molisch[1]) und Benecke[2]), welche die normale Entwicklung einiger Algen und Pilze in kalkfreien Medien nachgewiesen haben, festgestellt worden, dafs die Annahme von Böhm,[3]) Liebenberg,[4]) Raumer[5]) und Kellermann[6]) etc., wonach der Kalk bei der Bildung der Zellmembran beteiligt sein soll, nicht als allgemein giltige Regel aufzufassen ist, jedenfalls für einige *Kryptogamen* nicht zutrifft.

Sowohl diese Beobachtungen als auch die Tatsache, dafs in meristematischen Geweben kein Kalk nachzuweisen ist, lassen die Ansicht

---

1) Molisch H., Die mineralische Nahrung der niederen Pilze. (I. Abhandlung.) Sitzber. d. Wiener Akademie. Mat.-nat. Cl. 1894. Bd. CIII, I. Abt. pag. 21. Sep. — Die Ernährung der Algen. (Süfswasseralgen, I. Abhandlung.) Sitzber. d. Wiener Akademie. Mat.-nat. Cl. 1895, Bd. CIV, I. Abt. — Die Ernährung der Algen. (Süfswasseralgen, II. Abhandlung.) Sitzber. d. Wiener Akademie. Mat.-nat. Cl. 1896, Bd. CV, I. Abt. pag. 16. Sep.

2) Benecke W., Die zur Ernährung der Schimmelpilze notwendigen Metalle. Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. XXVIII, pag. 487.

3) Böhm J., Die Nährstoffe der Pflanze. Ein Vortrag mit Demonstrationen, gehalten im Verein zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse in Wien, am 11. November 1885 (Wien 1886), pag. 11. — Über den vegetabilischen Nährwert der Kalksalze. Sitzber. d. Wiener Akademie 1875. Bd. LXXI, I. Abt. pag. 17. Sep.

4) Liebenberg von A., Untersuchungen über die Rolle des Kalkes bei der Keimung von Samen. Sitzber. d. Wiener Akademie 1881. Bd. LXXXIV, I. Abt. pag. 48. Sep.

5) Raumer von E., Kalk und Magnesia in der Pflanze. Die landwirtschaftl. Versuchsstationen. 1883. Bd. XXIX, pag. 279.

6) Raumer von E. und Kellermann Ch., Über die Funktion des Kalkes im Leben der Pflanze. Die landwirtschaftl. Versuchsstationen. 1880. Bd. XXV, pag. 35.

von Loew[1]) und Bokorny,[2]) welche die Erkrankung der Pflanzen bei Kalkmangel auf die ungünstige Beeinflussung der Calcium-Plastin- und Calcium-Nucleïnverbindungen zurückführen, als unwahrscheinlich erscheinen. Pfeffer,[3]) Bruch[4]) und Benecke[5]) sprechen sich gegen die Loew'sche Hypothese aus.

Nach Loew[6]) werden zur Bildung der Nucleï und Plastiden Calcium- als auch Magnesium-Salze benötigt, die ersteren zur Erzeugung von Calcium-Nucleo-Proteiden und letztere um die Assimilation der Phosphorsäure zu ermöglichen.

Bezüglich der Ursache der Erkrankung der Pflanzen bei Kalkmangel äufsert sich Loew[7]) wie folgt: „Die geschilderten Giftwirkungen neutraler Oxalate einerseits, der Magnesiumsalze andererseits, sowie der Umstand, dafs die schädlichen Wirkungen der letzteren bei Anwesenheit von Calciumsalzen sich gar nicht geltend machen, finden ihre einfachste Deutung, wenn Chlorophyllkörper und Zellkern aus Calciumverbindungen von Nucleïn (und Plastin) aufgebaut sind. Da das Nucleïn einen sauren Charakter besitzt, wird ohnedies die Anwesenheit einer Base im Zellkern erfordert. Wird das Calcium jenen Organoiden entrissen (als Oxalat gefällt, oder durch Magnesium ersetzt), so ändert sich das Quellungsvermögen der lebenden Materie, was eine Strukturstörung und infolgedessen eine chemische Umlagerung, den Tod, herbeiführt."

Die schädliche Wirkung der Magnesiumsalze, welche nur bei Abwesenheit der Calciumsalze zum Vorschein kommt, ist darauf zurückzuführen, dafs in diesem Falle bei Einwirkung von Magnesiumsalzen starker Säuren auf die Calciumverbindung des Plastins und des Nucleïns ein Austausch von Calcium gegen Magnesium stattfinden mufs.

1) Loew O., Über die physiologischen Funktionen der Calcium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus. Flora oder allgem. bot. Ztg. 1892, H. 3. pag. 385. Sep.

2) Bokorny Th., Über den Einflufs des Calciums und Magnesiums auf die Ausbildung der Zellorgane. Bot. Centralblatt 1895, Bd. LXXII, Nr. 14, pag. 1.

3) Pfeffer W., Pflanzenphysiologie 1897, 2. Auflage. I. Bd. pag. 428.

4) Bruch P., Zur physiologischen Bedeutung des Calciums in der Pflanze. Inaugural-Dissertation. Merseburg 1901, pag. 8.

5) Benecke W., Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. Botanische Zeitung 1903, H. V, pag. 88, 90, 104. Sep.

6) Loew O., The physiological rôle of mineral nutrients in plants. U. S. Department of agricultur. Bureau of plant industry. Bulletin Nr. 45. Washington 1903, pag. 69.

7) Loew O., l. c. Flora 1892, pag. 393.

Benecke[1]) beobachtete, dafs *Vaucheria, Spirogyra* und *Tradescantia,* in kalkfreien Lösungen kultiviert, ebenso schnell und unter denselben Erscheinungen erkrankten wie in den Medien, in denen Kalk und Magnesia fehlten.

Während Bruch[2]) beim *Weizen* ein schnelleres Absterben der Pflanzen in magnesia- und kalkfreien Nährlösungen als in den Lösungen, denen blofs der Kalk fehlte, konstatierte, fand Raumer[3]), dafs *Phaseolus multiflorus*-Pflanzen sich, ohne Kalk und Magnesia gezogen, kräftiger entwickelten und länger gesund erhielten als die in den kalkfreien Substraten.

Die Kulturversuche mit verschiedenen Pflanzen in Nährlösungen, in denen blofs Calciumsalze oder Calcium- und Magnesiumsalze fehlten, lieferten also so widersprechende Resultate, dafs aus denselben ein Schlufs auf die Wechselbeziehungen zwischen Calcium und Magnesium nicht möglich ist.

Für eine Wechselbeziehung dieser beiden Nährstoffe sprechen die Befunde von Wolff[4]) und Loew[5]).

Zur Klärung dieser Frage unternahm es einer von uns, Keimlinge von *Phaseolus vulgaris,* welche in verschiedenen Medien kultiviert wurden, quantitativ auf ihre Aschenbestandteile zu untersuchen.

Den Untersuchungen liegt folgender Plan zugrunde:

1. Untersuchung der in einer normalen Nährstofflösung gezogenen Keimlinge;
2. Untersuchung der in einer normalen Nährstofflösung gezogenen Keimlinge; die Cotyledonen und Pflanzen werden getrennt verarbeitet;
3. Untersuchung der in einer kalkfreien Nährstofflösung gezogenen Keimlinge;
4. Untersuchung der in einer kalkfreien Nährstofflösung gezogenen Keimlinge; die Cotyledonen und Pflanzen werden getrennt verarbeitet;

---

1) Benecke W., l. c. Botanische Ztg. 1903.

2) Bruch P., l. c. pag. 8.

3) Raumer von E., l. c. pag. 254 und 268.

4) Wolff E., Mitteilungen von der landwirtschaftlichen Versuchsstation der Kgl. Akademie Hohenheim. Bericht über die in den Jahren 1866 und 1867 ausgeführten Vegetationsversuche in wässriger Lösung der Nährstoffe. Die landwirtschaftl. Versuchsstationen 1868, Bd. X, pag. 367.

5) Loew O., Über die physiologischen Funktionen der Calciumsalze. Botanisches Centralblatt Bd. LXXIV, 1898, Nr. 22/23, pag. 263, 264.

5. Untersuchung der in einer magnesiafreien Nährstofflösung gezogenen Keimlinge;
6. Untersuchung der in einer magnesiafreien Nährstofflösung gezogenen Keimlinge; die Cotyledonen und Pflanzen werden getrennt verarbeitet;
7. Untersuchung der in der Lösung eines Calciumsalzes gezogenen Keimlinge;
8. Untersuchung der in der Lösung eines Calciumsalzes gezogenen Keimlinge; die Cotyledonen und Pflanzen werden getrennt verarbeitet;
9. Untersuchung der in der Lösung eines Magnesiumsalzes gezogenen Keimlinge;
10. Untersuchung der in der Lösung eines Magnesiumsalzes gezogenen Keimlinge; die Cotyledonen und Pflanzen werden getrennt verarbeitet;
11. Untersuchung der Cotyledonen von Keimlingen, welche in einer Normallösung bis zum völligen Verbrauch der Reservestoffe in den Keimblättern gezogen werden;
12. bei jeder Versuchsreihe soll ein Teil der zur Verwendnng kommenden Samen auf die Aschenzusammensetzung untersucht werden.

Wenn tatsächlich bei fehlendem Kalk das Calcium in den Calcium-Nucleïn- und Calcium-Plastinverbindungen durch Magnesium ersetzt wird, müfste sich dies durch die erhöhte Aufnahme des Magnesiums in den erkrankten Pflanzen bemerkbar machen.

Die geplanten chemischen Untersuchungen und der Vergleich der hiebei erzielten Resultate untereinander sollen uns darüber Aufschlufs geben, ferner soll festgestellt werden, ob bei Kalkmangel überhaupt ein anderer unentbehrlicher Nährstoff in erhöhtem Mafse aufgenommen wird.

Im nachfolgenden soll über den ersten Teil der Arbeit, welcher sich auf die im Plane unter 1—4 angegebenen Untersuchungen beschränkt, Bericht erstattet werden.

Die Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* wurden in kalkhältigen und kalkfreien Nährstofflösungen kultiviert. Es kamen Licht- und Dunkelkulturen in Verwendung und wurden die Pflanzen sowohl im ganzen, als auch einzelne Teile derselben auf die Zusammensetzung der Asche untersucht.

Da die Menge der Aschenbestandteile der Bohne, wie aus den Wolff'schen[1]) Tabellen ersichtlich ist, je nach dem Standorte stark

1) Wolff Emil, Aschenanalysen von landwirtschaftlichen Produkten, Fabrikabfällen und wildwachsenden Pflanzen (Berlin 1871) pag. 58.

variiert, wurde stets das Material gleicher Provenienz zu den Versuchen verwendet.

Bei jeder Versuchsreihe wurden Kulturen in einer normalen und einer kalkfreien Nährlösung mit der gleichen Anzahl von Keimlingen angesetzt. Zur Ausführung einer einmaligen Trennung der in der Pflanzenasche enthaltenen Stoffe wurden 250 Bohnen benötigt. Diese Pflanzen mit einer Durchschnittslänge von etwa 4—25 cm gaben ca. 3 g Asche, also gerade die zur Durchführung einer Analyse nötige Menge. Da zur Kontrole von jedem Versuche mindestens zwei Analysen ausgeführt werden mufsten, so waren von den normal und ohne Kalk gezogenen Bohnen minimal je 500 Pflanzen erforderlich. Das Keimprozent betrug beim Vorversuche 55 %, bei den anderen Versuchen blieb es ziemlich in der gleichen Höhe, nur in zwei Fällen erreichte es 90 %. Es mufsten daher zu einer Versuchsreihe ca. 2000 Samen verwendet werden.

Da bei dieser Menge die Verwendung der sonst üblichen Keimschalen umständlich war, ferner um eine eventuelle Aufnahme von Aschenbestandteilen möglichst zu vermeiden, wurden als Keimgefäfse Holzrahmen gebraucht, deren Boden aus dicht aneinander gezogenen Glasstäben bestand. Darauf wurde ohne das Holz zu berühren eine dicke Lage Filtrierpapier ausgebreitet, welche mit destilliertem Wasser befeuchtet als Keimboden diente.

Das sorgfältig ausgesuchte Samenmaterial wurde 24 Stunden in Bechergläsern in destilliertem Wasser quellen gelassen, sodann zum Keimen aufgelegt.

Die hier verwendeten Gläser, sowie alle gebrauchten Gefäfse, ferner Organtin und Bindfaden wurden zunächst mit verdünnter Salzsäure ausgekocht, dann wiederholt mit heifsem destilliertem Wasser gewaschen und schliefslich durch Ausblasen mit Wasserdampf gründlichst gereinigt.

Die von Pilzen und Bakterien befallenen Bohnen wurden sorgfältig entfernt.

Nach 24—48 Stunden hatten die Samen gekeimt. Die Kulturen wurden, sobald die Würzelchen die Gröfse von 1—2 cm erreicht hatten, angesetzt.

Als Kulturgefäfse wurden niedere, mit einem Wulstrande versehene glasierte Porzellanschalen mit dem Inhalte von 2 Litern, über welche weitmaschiger Organtin gespannt war, verwendet. Jede Schale fafste 120—150 Keimlinge, so dafs im ganzen acht Schalen für einen Kulturversuch ausreichten.

Bei einem Versuche wurde je eine für die kalkfreie und eine für die normale Kultur gebrauchte Schale mit Paraffin ausgegossen, um eventuelle Fehler, welche durch partielle Löslichkeit der Gefäfswände bedingt wären, zu bemerken. Diese Kulturen glichen völlig den in den übrigen Schalen gezogenen, es hatte also eine Aufnahme von Stoffen aus den Gefäfswänden nicht stattgefunden.

Die normalen und die kalkfreien Nährlösungen hatten folgende Zusammensetzung:

Die normale Nährlösung bestand aus:

0,25 g Kaliumnitrat, 1,00 g Calciumnitrat $+ 4 H_2O$,
0,25 g Monokaliumphosphat, Spuren Eisensulfat,
0,25 g Magnesiumsulfat $+ 7 H_2O$, in 1 Liter destilliertem Wasser.

Die kalkfreie Nährlösung enthielt:

0,25 g Kaliumnitrat, Spuren Eisensulfat,
0,25 g Monokaliumphosphat, in 1 Liter destilliertem Wasser.
0,25 g Magnesiumsulfat $+ 7 H_2O$,

Die Kulturen wurden im feuchten Raume und im Zimmer aufgestellt. Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft änderte an den Wachstumserscheinungen nichts; bei den Licht- und Dunkelkulturen zeigten sich ziemliche Differenzen.

Da die meisten Pflänzchen die Samenhaut gewöhnlich sehr früh abwerfen, so wurde dieselbe, um vollkommen vergleichbares Material zu erhalten, 24 Stunden nach dem Ansetzen der Kulturen allen Pflanzen abgezogen, was sich sehr leicht bewerkstelligen liefs.

Die Keimlinge der kalkfreien Kulturen zeigten die charakteristischen Krankheitssymptome: sehr vermindertes Wachstum, Bräunung der Wurzeln, Austritt eines Tropfens am Hypocotyl, Bräunung und Einschnürung des Hypocotyls.

Sobald der Tropfen sichtbar war, wurde eine gleiche Anzahl kranker und gesunder Pflanzen den Kulturen entnommen. Die Bohnen wurden, wenn ca. 500 Stück beisammen waren, was gewöhnlich innerhalb eines Tages der Fall war, mit destilliertem Wasser abgespült, sodann auf Glasplatten in einem Trockenschranke bei 110° bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.

Die gepulverte Trockensubstanz wurde bei dunkler Rotglut in Platingefäfsen verascht, was höchstens 12 Stunden in Anspruch nahm. Die Veraschung ging in allen Fällen sehr leicht vor sich. Die Asche enthielt kaum merkliche Reste von Kohleteilchen, deren Gewicht, nach dem Lösen in Salpetersäure und Sammeln auf bei 110° getrockneten und gewogenen Filtern, bestimmt wurde.

Kieselsäure war in der Asche nicht vorhanden.

Die Bestimmung der Kohlensäure wurde wie üblich durch Austreiben mit Schwefelsäure und Absorption durch Kali ausgeführt.

Zieht man vom ursprünglichen Gewicht der Asche das der darin vorhandenen Kohlensäure und der Kohleteilchen ab, so bekommt man das Gewicht der Reinasche. Auf diese Zahl wurden alle Analysendaten bezogen.

Die weitere Untersuchung der Asche wurde im wesentlichen nach den Angaben von Fresenius[1]) durchgeführt und zwar in folgender Weise:

2—3 g Asche wurden in verdünnter Salpetersäure gelöst und bei 17,5° C. auf 250 ccm verdünnt.

In einem Teile A dieser Lösung wurde das Eisen, wo es in wägbarer Menge vorhanden war, mit Natriumacetat in essigsaurer Lösung zugleich mit einem Teile der Phosphorsäure als Eisenphosphat bestimmt, woraus sich das Eisen und ein Teil der Phosphorsäure berechnet.

Die von Eisen befreite Lösung wurde kochend mit Eisenchlorid und Natriumacetat versetzt, wobei ein Teil des zugesetzten Eisens mit der Phosphorsäure als Eisenphosphat, der Überschufs desselben aber als basisches Eisenacetat ausfällt. Nach dem Lösen in Salpetersäure, Fällen mit Ammoniummolybdat, Lösen in Ammoniak und Fällen mit Magnesiamixtur berechnet sich der zweite Teil der Phosphorsäure aus dem gewogenen Magnesiumpyrophosphat.

In der phosphorsäurefreien Lösung wurde das Calcium durch doppelte Fällung mit Ammoniumoxalat vom Magnesium getrennt und als Oxyd gewogen, während das Magnesium durch Fällen mit Natriumammoniumphosphat bestimmt wurde.

In einem zweiten Teile (B) der Aschenlösung wurde das Chlor als Chlorsilber bestimmt, in einem dritten Teile (C) nach dem Vertreiben der Salpetersäure der Schwefel als Bariumsulfat gefällt. In einem vierten Teile (D) der Lösung wurde nach Ausfällung der Schwefelsäure mit Bariumchlorid, der Basen mit Kalkmilch und des überschüssigen Kalkes mit Ammonkarbonat, das Kali als Chlorid bestimmt.

Im folgenden sollen die einzelnen Versuche besprochen werden. Die Ergebnisse der Analysen sind in Tabellen übersichtlich zusammengefafst.

---

1) Fresenius J. R., Quantitative Analyse, II. Bd. pag. 842.

Die Untersuchung ergab, dafs sich, trotzdem stets das gleiche Material verwendet wurde, doch nicht unbedeutende Schwankungen im Gehalte der einzelnen Bohnenpartien an Aschenbestandteilen zeigten.

Die Kulturen der folgenden vier Versuchsreihen wurden im Lichte aufgestellt.

I. Versuchsreihe. Die ersten Versuche fielen in die Zeit der trüben Wintermonate, welche sich speziell in den Jahren 1903 und 1904 durch starken Nebel auszeichneten, so dafs die Lichtverhältnisse ganz besonders schlechte waren. Die Temperatur des Raumes, in welchen die Versuche ausgeführt wurden, schwankte zwischen 22 und 25° C. Die ersten Zeichen der Erkrankung wurden erst nach 25 Tagen sichtbar, wobei die erkrankten Pflanzen eine Gröfse von ca. 20 cm, die gesunden eine solche von etwa 25 cm erreicht hatten. Wie träge hier das Wachstum erfolgte, ersieht man daraus, dafs unter günstigen Vegetationsbedingungen die gesunden Pflanzen dieselbe Gröfse schon in 6—8 Tagen erreichten. Die Bohnen hatten zwar noch kleine, aber deutlich entwickelte Blätter. Geringen Unterschieden im Habitus der Keimlinge entsprechen auch geringe Differenzen in der Aschenzusammensetzung.

Das Trockengewicht von 250 Keimlingen war bei der normalen Kultur 39,760 g, bei der kalkfreien 42,159 g, das Gewicht der Asche bei jener 3,097 g, bei dieser 2,968 g und betrug daher im ersten Falle 7,79 %, im letzteren 7,04 % der Trockensubstanz. Die Differenz im Aschengehalte betrug 4,17 %.

Die Ergebnisse der Analysen dieser sowohl, als auch der nächsten drei Versuchsreihen sind in der Tabelle I zusammengestellt. Die einzelnen Daten sind wie in Wolffs Tabellen mit drei Decimalen angegeben; es sei jedoch betont, dafs die dritte Stelle bereits unsicher ist.

Schwefel und Chlor werden beim Veraschen zum Teil wohl zugleich mit der organischen Substanz vertrieben. Wenn man die Veraschung unter ganz gleichen Verhältnissen vornimmt, was im Laufe dieser Untersuchungen geschehen ist, so erhält man zwar einigermafsen vergleichbare Zahlen, die jedoch nicht sicher genug sind, um aus denselben bestimmte Folgerungen ziehen zu können. Die diesbezüglichen Daten sind daher in den Tabellen fortgelassen worden.

Das Verhältnis von Kalk zu Magnesia ist für die normale Asche wie 1,67 : 1, für die kalkfreie aber wie 0,9 : 1.

In der letzten Rubrik der Tafel sind die in 250 Keimlingen vorhandenen Mengen der Elemente angegeben.

II. Versuchsreihe. Die im Monate Januar angesetzten Kulturen hatten dieselben ungünstigen Wachstumsbedingungen wie die der ersten Versuchsreihe; daher finden wir auch für alle Gewichtsverhältnisse den bei den ersten Versuchen angegebenen sehr änliche Zahlenwerte. Die Erkrankung wurde nach 21 Tagen sichtbar, die Gröfsenverhältnisse blieben denen bei der ersten Kultur gleich.

Das Gewicht der Trockensubstanz bei den gesunden Pflanzen betrug für 250 Pflanzen 42,260 g, bei den kranken 45,880 g; während die Asche der ersteren mit 3,028 g = 7,15 %, die der letzteren mit 2,900 g = 6,32 % vertreten war. Es war also das Aschengewicht der normalen Pflanzen um 4,07 % gröfser als das der kalkfreien. Es fällt hier gerade so wie bei der ersten Versuchsreihe der Überschufs der Magnesia wie aller übrigen Stoffe über den Kalk in den kalkfreien Kulturen auf. In der normalen Asche verhält sich der Kalk zu Magnesia wie 1,6 : 1, in der kalkfreien wie 0,88 : 1.

III. Versuchsreihe. Diese Versuchsreihe fiel in den Monat März, dessen allgemein günstigere Vegetationsverhältnisse sich auch bei unseren Versuchen bemerkbar machten. Die Krankheit trat schon nach 7—9 Tagen auf, während die Gröfse der normalen Pflanzen 12 cm, die der kalkfrei gezogenen 5 cm betrug. Was die Unterschiede im Gewichte der Trockensubstanz und der Asche der Kalkpflanzen und der ohne Kalk kultivierten Bohnen betrifft, so sind dieselben hier viel ausgesprochener, als bei den ersten Versuchsreihen. So betrug das Trockengewicht der normalen Keimlinge 42,391 g, das der kalkfreien 50,510 g, bei einem Aschengehalte von 3,395 g = 8,01 %, bzw. 2,815 g = 5,57 %. Die Differenz im Aschengehalte betrug 17,08 %.

Die Zusammensetzung der normalen Asche gleicht ziemlich der der vorigen Versuchsreihe; bei der kalkfreien Asche hingegen fällt der Überschufs aller anderen Stoffe über den Kalk noch viel mehr auf. Das Verhältnis des Kalkes zu Magnesia ist in der normalen Asche wie 1,29 : 1, bei den kalkfrei gezogenen Pflanzen wie 0,609 : 1. Es kommt also im letzteren Falle auf einen Teil Magnesiumoxyd blofs zirka die Hälfte jener Kalkmenge, welche in der normalen Asche einem Teile Magnesia entspricht.

IV. Versuchsreihe. Ähnliche Resultate wie die eben besprochenen lieferten die im April angesetzten Kulturen. Der Austritt des Tropfens am Hypocotyl erfolgte schon nach 5 Tagen bei einer Höhe der Pflanzen von 12 respektive 5 cm. Das Trockengewicht betrug bei normaler Kultur 49,231 g; bei den kalkfrei gezogenen

Keimlingen 57,552 g; die Aschenmenge bei jenen 3,470 g = 7,05 %, bei diesen 2,620 g = 4,55 %; es entsprechen also 100 g normaler Asche 75,50 g kalkfreier Asche.

Wie aus den Analysendaten zu ersehen ist, ist auch hier bei den kalkfrei kultivierten Keimlingen ein Überschufs aller übrigen Stoffe über den Kalk vorhanden. Die Verhältniszahlen von Kalk zu Magnesia gestalten sich für die normale Asche wie 1,32 : 1, für die kalkfreie wie 0,658 : 1. Es entfällt also auch hier auf einen Teil MgO in den kalkfrei gezogenen Bohnen beinahe die Hälfte der CaO-Menge, welche bei den Kalkpflanzen einem Teile MgO entspricht. Wie bei allen früheren Versuchen, so sind auch hier die kalkfreien Pflanzen viel ärmer an anorganischen Bestandteilen als die normalen.

Die Kulturen der nun zu besprechenden Versuche wurden im Dunkeln angestellt und wurden dieselben den Lichtkulturen ganz analog behandelt. Eine Übersicht der Resultate findet sich in der Tabelle II.

V. Versuchsreihe. Die Erkrankung trat am vierten Tage auf. Nur bei den gröfsten Pflanzen waren die Blätter schon herausgetreten, bei den meisten waren sie noch zwischen den Keimblättern eingeschlossen. Die gesunden Keimlinge erreichten eine Höhe von 10 cm, die erkrankten nur eine solche von 4 cm. Das Gewicht der Trockensubstanz von 250 Bohnen betrug bei der normalen Kultur 48,909 g, bei der kalkfreien 55,257 g, mit einem Aschengehalt von 3,150 g = 6,44 % bei jenen und 2,529 g = 4,58 % bei diesen. Die Gewichtsdifferenz beider Aschen betrug 19,71 %.

Bei den kalkfreien Kulturen fällt der aufserordentlich geringe Kalkgehalt auf, der weit hinter dem Werte der lichtgezogenen kalkfreien Pflanzen zurückbleibt. Da diese keinen Kalk aufnehmen konnten, so kann man diese niedere Zahl der Kalkmenge nur dadurch erklären, dafs man eine Diffussion des Kalkes aus der Pflanze in die Nährlösung annimmt. Diese Vermutung wurde durch das Experiment vollauf bestätigt; es liefs sich nämlich im Nährsubstrate der calciumfreien Dunkelkulturen Calcium leicht nachweisen, während dies bei den Lichtkulturen nicht der Fall war.

Das Verhältnis von Calciumoxyd zu Magnesiumoxyd wird jetzt ein anderes. Für die normalen Keimlinge ist es 1 : 1, für die kranken aber 0,38 : 1.

VI. Versuchsreihe. Fast gleiche Zahlen ergaben die Analysen der sechsten Versuchsreihe, welche unter beinahe ganz gleichen Ver-

Tabelle I. Übersicht über die Resultate der Lichtkulturen.

Monat	Versuchs-reihe	Versuch	Art der Kultur	Dauer der Kultur	Gröfse der Keimlinge	Gewicht der Trockensubstanz	Gewicht der Asche	Percente der Asche bezogen auf die Trockensubstz.	Differenz im Aschengehalt	100 g Asche enthalten Gramme Fe_2O_3	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	250 Keimlinge enthalten Gramme CaO	MgO	K_2O	P_2O_5
Dezember	I	1	normale Nährlösung	25 Tage	25 cm	39,760 g	3,097 g	7,79	4,17 %	0,190	9,410	5,630	51,041	23,896	0,291	0,174	1,581	0,740
		2								0,192	9,412	5,621	51,085	23,890				
		1	kalkfreie Nährlösung		20 cm	42,159 g	2,968 g	7,04		0,190	5,310	5,900	51,600	25,900	0,158	0,175	1,531	0,769
		2								0,190	5,310	5,900	51,590	25,911				
Januar	II	3	normale Nährlösung	21 Tage	25 cm	42,260 g	3,023 g	7,15	4,07 %	0,196	9,397	5,840	50,000	24,000	0,284	0,177	1,512	0,726
		4								0,196	9,392	5,839	50,005	24,002				
		3	kalkfreie Nährlösung		20 cm	45,880 g	2,900 g	6,32		0,193	5,414	6,100	50,463	26,790	0,157	0,177	1,463	0,777
		4								0,193	5,411	6,105	50,434	26,796				
März	III	5	normale Nährlösung	7—9 Tg.	12 cm	42,391 g	3,395 g	8,01	17,08 %	Sp.	9,050	7,000	50,103	22,967	0,307	0,238	1,703	0,780
		6									9,030	7,012	50,196	22,960				
		5	kalkfreie Nährlösung		5 cm	50,510 g	2,815 g	5,57		Sp.	5,100	8,371	53,851	28,811	0,144	0,236	1,516	0,811
		6									5,096	8,366	53,847	28,802				
April	IV	7	normale Nährlösung	5 Tage	12 cm	49,281 g	3,470 g	7,05	24,50 %	Sp.	8,770	6,625	50,521	23,531	0,304	0,230	1,753	0,816
		8									8,765	6,610	50,530	23,528				
		7	kalkfreie Nährlösung		5 cm	57,552 g	2,620 g	4,55		Sp.	4,710	7,168	53,450	27,509	0,128	0,188	1,401	0,722
		8									4,706	7,157	53,470	27,581				

Tabelle II. Übersicht über die Resultate der Dunkelkulturen.

Monat	Versuchs-reihe	Versuch	Art der Kultur	Dauer der Kultur	Gröfse der Keimlinge	Gewicht der Trockensubstanz	Gewicht der Asche	Percente der Asche bezogen auf die Trockensubstz.	Differenz im Aschengehalt	100 g Asche enthalten Gramme Fe_2O_3	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	250 Keimlinge enthalten Gramme CaO	MgO	K_2O	P_2O_5
April	V	9	normale Nährlösung	4 Tage	10 cm	48,909 g	3,150 g	6,44	19,71 %	Sp.	6,392	6,400	53,620	23,840	0,201	0,201	1,689	0,751
		10									6,382	6,380	53,600	23,830				
		9	kalkfreie Nährlösung		4 cm	55,257 g	2,529 g	4,58		Sp.	2,462	6,498	54,000	26,432	0,063	0,164	1,866	0,668
		10									2,493	6,487	54,010	26,422				
April	VI	11	normale Nährlösung	4 Tage	10 cm	48,000 g	3,086 g	6,43	19,12 %	Sp.	6,400	6,390	53,733	23,640	0,198	0,197	1,663	0,730
		12									6,401	6,388	54,041	23,650				
		11	kalkfreie Nährlösung		4 cm	54,860 g	2,496 g	4,55		Sp.	2,401	6,512	54,707	26,200	0,060	0,162	1,363	0,654
		12									2,398	6,500	54,521	26,201				

hältnissen durchgeführt wurde wie die fünfte, nur wurden die Keimlinge in einem feuchten Raume kultiviert.

Die Erkrankung trat nach vier Tagen auf; die Gröfse der Pflanzen war die gleiche wie bei den vorigen Versuchen und zwar 10 cm für die normalen, 4 cm für die ohne Kalk gezogenen Keimlinge. Das Trockengewicht von 250 normalen Pflanzen betrug 48,000 g, das von ebenso vielen kalkfrei gezogenen 54,860 g, mit einem Aschengehalt von 6,43 % = 3,086 g bei jenen und 4,55 % = 2,496 g bei diesen. Die Gewichtsdifferenz ergab 19,12 %.

Auch die anderen Verhältnisse wiederholten sich hier, wie es aus den Analysendaten zu ersehen ist. Das Kalk-Magnesia-Verhältnis ist dem beim ersten Dunkelversuche sehr ähnlich.

Aus den mitgeteilten Versuchen geht vor allem hervor und ist auch aus den beigefügten Tabellen (I, II u. III) ersichtlich, dafs die Erkrankung der ohne Kalk gezogenen Keimlinge um so früher eintritt, je günstiger die sonstigen Vegetationsbedingungen sind. Die schnell wachsenden, im Dunkeln kultivierten Pflanzen erkrankten in 4 Tagen, die der Lichtkulturen im März, April und Mai in 5—10 Tagen; während bei den infolge geringer Lichtintensität im Dezember und Januar im Wachstum zurückgebliebenen Bohnen die ersten Krankheitssymptome erst nach 21 und 25 Tagen auftraten. Die letzteren hatten zu dieser Zeit bereits eine Durchschnittslänge von 20 cm erreicht, während die Keimlinge der anderen kalkfreien Kulturen nur 4—8 cm lang wurden. Der Längenunterschied der Hypocotyle der Bohnen in den kalkhältigen und kalkfreien Lösungen betrug bei den zwei ersten Versuchsreihen (Lichtkulturen: Dezember, Januar) ca. 5 cm, bei den folgenden Versuchsreihen (Lichtkulturen März—Mai) ca. 7 cm, bei den Dunkelversuchen ca. 6 cm.

Je günstiger die Wachstumsbedingungen sind, um so mehr bleiben die kalkfrei gezogenen Pflanzen gegenüber den in kalkhältigen Nährlösungen kultivierten zurück. Es stimmt dies mit den anläfslich früherer Versuche[1]) gemachten Beobachtungen. Die Dunkelkulturen erkrankten meist früher als die Lichtkulturen; erhöhte Temperatur oder günstigere Bedingungen für die Assimilation hatten eine raschere Erkrankung der kalkfreien Pflanzen zur Folge.

Auffallend ist die Tatsache, dafs das Gewicht der Trockensubstanz der Keimlinge der kalkfreien Kulturen stets gröfser war als das

1) Portheim von L., Über die Notwendigkeit des Kalkes für Keimlinge, insbesondere bei höherer Temperatur. Sitzber. d. Wiener Akademie 1901. Mat.-nat. Cl. Bd. CX, Abt. I.

der viel gröfseren und stärkeren Keimlinge der kalkhältigen Kulturen. Worauf diese Erscheinung beruht, konnte noch nicht festgestellt werden, doch ist es höchst wahrscheinlich, dafs dies auf die intensiveren, dissimilativen Vorgänge im Stoffwechsel der Kalkpflanzen zurückzuführen ist.

Der Aschengehalt der Bohnen in der kalkhältigen Nährlösung war stets gröfser als der der Pflanzen in der kalkfreien Lösung.

Bei ungünstigen Wachstumsverhältnissen war die Differenz im Gewichte der Asche beinahe nur auf den fehlenden Kalk bei den kalkfreien Kulturen zurückzuführen.

	Differenz im Gewichte der Asche	Differenz im Kalkgehalte in Perzenten der Asche der normalen Pflanzen
I. Versuchsreihe	4,17 %	4,32 %
II. „	4,07 %	4,20 %

Der kleine Unterschied von 0,15 und 0,13 % resultiert daraus, dafs einige Stoffe in erhöhtem, andere wiederum, wie z. B. Kali, in geringerem Mafse in der Asche der kalkfrei gezogenen Pflanzen vorhanden waren.

100 Teilen Asche der Kalkpflanzen entsprechen bei einer

Aschendifferenz von	Versuchsreihe	(Versuch)	Teile Asche kalkfrei gezog. Pflanzen.	Diese Aschenmenge enthält Teile CaO.
4,17 %	I.	1.	95,83	5,089
		2.		5,089
4,07 %	II.	3.	95,93	5,194
		4.		5,191
17,08 %	III.	5.	82,92	4,229
		6.		4,226
24,50 %	IV.	7.	75,50	3,556
		8.		3,558
19,71 %	V.	9.	80,29	1,977
		10.		2,002
19,12 %	VI.	11.	80,88	1,942
		12.		1,940

Der Unterschied im Kalkgehalte in der Asche der Kalkpflanzen und der kalkfrei gezogenen Bohnen beträgt daher:

I. Versuchsreihe 1. Versuch 4,32 %
2. „ 4,32 %

II.	Versuchsreihe	3.	Versuch	4,20 %
		4.	„	4,20 %
III.	„	5.	„	4,82 %
		6.	„	4,80 %
IV.	„	7.	„	5,21 %
		8.	„	5,21 %
V.	„	9.	„	4,42 %
		10.	„	4,38 %
VI.	„	11.	„	4,46 %
		12.	„	4,46 %

Teile Asche kalkfrei gezog. Pflanzen	Versuchs-reihe	(Versuch)	enthielten Teile	Die Differenz im Magnesiagehalte der beiden Aschen betrug
95,84	I.	1.	5,655 MgO.	0,03 %
		2.	5,655 „	0,03 %
95,93	II.	3.	5,852 „	0,01 %
		4.	5,857 „	0,02 %
82,92	III.	5.	6,941 „	0,06 %
		6.	6,937 „	0,08 %
75,50	IV.	7.	5,412 „	1,21 %
		8.	5,404 „	1,21 %
80,29	V.	9.	5,217 „	1,18 %
		10.	5,208 „	1,17 %
80,88	VI.	11.	5,267 „	1,12 %
		12.	5,257 „	1,13 %

Der gröfste Unterschied im Kalkgehalte der beiden Aschen findet sich bei den Kulturen der III. und IV. Versuchsreihe mit einer Differenz von 4,81 respektive von 5,21 %. Es waren hier zur Zeit der Versuchsanstellung die Vegetationsbedingungen sehr günstig, günstiger als bei den beiden anderen im Lichte aufgestellten Versuchsreihen, bei denen die Asche der Kalkpflanzen um 4,32 resp. 4,20 % mehr Calciumoxyd enthielt als die der ohne Kalk gezogenen Pflanzen. Bei den Dunkelkulturen betrug die Durchschnittsdifferenz 4,43 %.

Die Differenz im Kalkgehalte der gesunden Pflanzen den erkrankten gegenüber schwankte, vergleicht man die Versuchsergebnisse unter den günstigsten Wachstumsbedingungen mit denen bei den ungünstigsten Vegetationsverhältnissen um 1,01 %.

Diese Differenz entsteht sowohl durch Aufnahme von Kalk aus dem Substrate bei den Kalkpflanzen, als auch durch das Austreten des Kalkes aus der Pflanze in die Nährlösung bei manchen kalkfreien Kulturen (s. Seite 272).

Was den Unterschied im Magnesiagehalte anbelangt, so waren bei den im Winter angestellten Versuchen in den beiden Aschen gleiche Magnesiamengen vorhanden. Das sich bei der Berechnung ergebende Plus an Magnesia von 0,01—0,03 % in der Asche der kalkfrei kultivierten Keimlinge ist so gering, dafs es wohl nicht berücksichtigt werden mufs.

Mit der Besserung der Wachstumsverhältnisse vergröfserte sich der Unterschied im Gehalte der beiden Aschen an Magnesia. Bei den April-Kulturen enthielt die Asche der in der Normallösung kultivierten Keimlinge um 1,21 % mehr Magnesia als die Asche der ohne Kalk gezogenen Bohnen. Im Dunkeln wurden Differenzen von 1,12 bis 1,18 % erreicht. Der Unterschied im Magnesiagehalte der Kalkpflanzen den kalkfrei gezogenen Pflanzen gegenüber schwankte um 1,18 %.

Vergleicht man die in der Asche von 250 Keimlingen vorhandenen Mengen von Kali, so findet man, dafs der Unterschied im Gehalte desselben in den beiden Aschen mit dem freudigeren Wachstum gröfser wird. Für die Lichtkulturen ergaben sich folgende Differenzen: Versuchsreihe I 0,050 g, II 0,049 g, III 0,187 g, IV 0,352 g, für die Dunkelkulturen: Versuchsreihe V 0,323 g, VI 0,300 g.

Der Phosphor, der als Phosphorsäureanhydrid bestimmt wurde, war bei den Lichtkulturen, mit Ausnahme der IV. Versuchsreihe, in den kranken Pflanzen in etwas reichlicherer Menge vorhanden als in den gesunden Bohnen, während die gesunden Dunkelpflanzen gegenüber den erkrankten einen kleinen Mehrgehalt an P_2O_5 aufwiesen.

Über die Verteilung der Aschenbestandteile in der Asche von 250 Keimlingen von *Phaseolus vulgaris,* welche mit und ohne Kalk gezogen worden waren, gibt die folgende Zusammenstellung Aufschlufs. Es geht aus derselben auch das Verhältnis von Kalk zu Magnesia in den einzelnen Kulturen hervor.

Lichtkulturen:

Versuchsreihe	Je 1 Teil	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	Verhältnis von CaO : MgO.
		war enthalten in Teilen Asche:				
I.	Normallösung	10,64	17,80	1,96	4,19	1 : 0,60
	kalkfreie Lösung	18,78	16,96	1,94	3,86	1 : 1,11
II.	Normallösung	10,64	17,08	2,—	4,16	1 : 0,62
	kalkfreie Lösung	18,47	16,39	1,98	3,73	1 : 1,13
III.	Normallösung	11,06	14,26	1,99	4,35	1 : 0,78
	kalkfreie Lösung	19,55	11,93	1,86	3,47	1 : 1,64
IV.	Normallösung	11,41	15,09	1,98	4,25	1 : 0,76
	kalkfreie Lösung	21,30	13,94	1,87	3,63	1 : 1,53

Dunkelkulturen:

Versuchsreihe	Je 1 Teil	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	Verhältnis von CaO : MgO.
		war enthalten in Teilen Asche:				
V.	Normallösung	15,67	15,67	1,87	4,19	1 : 1
	kalkfreie Lösung	40,14	15,42	1,85	3,79	1 : 2,60
VI.	Normallösung	15,59	15,67	1,86	4,23	1 : 0,99
	kalkfreie Lösung	41,60	15,41	1,83	3,82	1 : 2,70

CaO: Bei den vier ersten Versuchsreihen war der Kalk in der Asche der normal gezogenen Pflanzen ziemlich gleichmäfsig vertreten und zwar in dem Verhältnis wie 1 : 11. Bei den kalkfreien Kulturen, bei denen naturgemäfs geringere Kalkmengen in der Asche vorhanden sein mufsten, entsprachen um so mehr Teile der Asche einem Teile Kalk, je günstiger die Wachstumsverhältnisse waren. Die gesunden Dunkelpflanzen enthielten weniger Kalk als die Lichtpflanzen und ganz besonders gering war der Kalkgehalt der im Dunkeln ohne Kalk kultivierten Bohnen.

K_2O. Wie beim Kalk, so blieb sich auch bei den vier Versuchsreihen der Lichtkulturen das Verhältnis des Kalis zu den übrigen Aschenbestandteilen in den Pflanzen der normalen Nährstofflösungen annähernd gleich. Im Dunkeln war das Verhältnis des Kali zur Gesamtasche wie 1 : 1,87 resp. 1,86. Bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen der beiden ersten Versuchsreihen war die Verteilung des Kali in der Asche beinahe die gleiche wie bei den Kalkpflanzen. Die fünfte und sechste Versuchsreihe ergaben dasselbe Resultat, während bei den anderen Versuchen eine Zunahme der Konzentration[1]) von K_2O in der Asche der erkrankten Keimlinge zu beobachten war.

P_2O_5. Bei den Kalkpflanzen der Licht- und Dunkelkulturen entfällt auf einen Teil P_2O_5 die gleiche Aschenmenge; das Verhältnis des Phosphorpentoxyds zur Gesamtasche ist wie 1 : 4,2, nur bei der dritten Versuchsreihe wie 1 : 4,4. In der Asche der ohne Kalk gezogenen Keimlinge ist das Phosphorpentoxyd stets konzentrierter vorhanden als bei den Normalpflanzen.

MgO. Während das Verhältnis von CaO, K_2O und P_2O_5 zu den übrigen Aschenbestandteilen in der Asche der normal kultivierten Bohnen der Lichtkulturen ziemlich unverändert blieb, war MgO in der Asche der einzelnen Kulturen ganz verschieden konzentriert. Die

1) Der Kürze halber wurden in dieser Arbeit die Ausdrücke gröfsere oder kleinere Konzentration gebraucht, um auszudrücken, dafs einem Teile einer Aschenkomponente eine geringere oder gröfsere Menge der Gesamtasche entspricht.

Asche der kranken Pflanzen enthielt verhältnismäfsig viel mehr MgO als die der gesunden, und zwar um so mehr, je günstiger die Bedingungen für das Wachstum waren. In den gesunden Keimlingen der Dunkelkulturen war das Magnesiumoxyd gleich konzentriert; bei den kranken Pflanzen war mehr MgO in der Asche vorhanden, der Unterschied im Magnesiagehalte der beiden Aschen war aber nicht so grofs wie bei den Kulturen im Licht.

Aus der Zusammenstellung der für Kalk und Magnesia gefundenen Verhältniszahlen geht hervor, dafs die Kalkpflanzen der Lichtkulturen immer weniger MgO als CaO enthielten, während in der Asche der gesunden Pflanzen der Dunkelkulturen beiläufig gleich grofse Mengen beider Stoffe vorhanden waren. Bei den Pflanzen, denen kein Kalk zugeführt worden war, war stets ein Plus an Magnesia im Vergleich zum Kalke zu beobachten. Unter günstigen Vegetationsbedingungen war die Differenz gröfser als unter ungünstigen, am gröfsten im Dunkeln, wo auf einen Teil CaO 2,7 Teile MgO kamen.

Die bisher besprochenen Versuche gestatteten einen Einblick in die Zusammensetzung der Asche der normal und kalkfrei gezogenen Keimlinge. Es war aber aus denselben nicht zu ersehen, wie Kalk und Magnesia in der Pflanze verteilt waren. Um dies festzustellen wurden Versuchsreihen mit Keimlingen von *Phaseolus vulgaris* aufgestellt, bei denen die Pflanzen und die Cotyledonen getrennt verarbeitet und auf ihren Gehalt an Aschenbestandteilen geprüft wurden.

Die ganze Versuchsanordnung blieb dieselbe wie oben beschrieben. Die einzelnen Versuche hatten folgende Ergebnisse:

VII. Versuchsreihe. Die ersten dieser Versuche wurden im Monate Mai im Lichte ausgeführt.

Die normal kultivierten Pflanzen erreichten zur Zeit des Auftretens der Krankheit bei den kalkfrei gezogenen Bohnen, was am fünften Tage eintrat, eine Gröfse von 11,5 cm, während die kranken Bohnen blofs eine Gröfse von 4—5 cm erreichten. 250 bei 110° getrocknete normale Pflanzen wogen 22,800 g, die Asche 2,797 g = 12,27 %. Das Gewicht der Cotyledonen betrug 26,430 g mit dem Aschengehalte von 1,013 g = 3,83 %.

Bei den kalkfreien Kulturen hatte die gleiche Menge Pflanzen blofs ein Gewicht von 7,197 g, bei einem Aschengehalte von 0,590 g = 8,20 %; die Cotyledonen aber wogen 50,355 g, die Asche 2,029 g = 4,03 %. Die Cotyledonen der gesunden Keimlinge waren stärker aufgebraucht als die der erkrankten.

VIII. Versuchsreihe. Ähnliche Verhältnisse ergaben sich bei einer zweiten im Lichte ausgeführten Versuchsreihe. Der Ausbruch der Krankheit war hier erst am 10. Tage bemerkbar. Die gesunden Pflanzen waren ca. 15 cm, die kranken etwa 8 cm grofs geworden. Das Gewicht der normalen Pflanzen ohne Cotyledonen betrug 26,177 g, das der entsprechenden Keimblätter 20,422 g; das Gewicht der erkrankten Pflanzen betrug blofs 11,067 g, das der Cotyledonen 46,350 g. Der Aschengehalt der Bohnen bei der normalen Kultur war für die Pflanzen 2,764 g = 10,56 %, für die Cotyledonen 0,874 g = 4,28 %; bei der kalkfreien Kultur aber 0,956 g = 8,64 % für die Pflanzen und 1,958 g = 4,22 % für die isolierten Keimblätter.

IX. Versuchsreihe. Wie bei den früheren Versuchen, so liefsen auch bei dieser Versuchsreihe, welche im Dunkeln durchgeführt wurde, die Dunkelpflanzen die Verhältnisse viel deutlicher erkennen. Die Erkrankung erfolgte wie bei der fünften und sechsten Versuchsreihe am 4. Tage; die erreichte Gröfse war die gleiche wie bei den früheren Dunkelkulturen. 250 normal gezogene Pflanzen hatten ein Trockengewicht von 19,293 g, die entsprechenden Cotyledonen von 29,853 g. Das Gewicht der Asche der ersteren betrug 1,841 g = 9,54 %, das der letzteren 1,225 g = 4,10 %. Bei den kalkfrei gezogenen Pflanzen wurde das Gewicht von 7,010 g für die Trockensubstanz gefunden, bei einem Aschengehalte von 0,649 g = 9,26 %. Die Cotyledonen wogen 43,447 g, die Asche derselben 1,925 g = 4,43 %.

Schliefslich wurde noch der Same von *Phaseolus vulgaris* allein einer Prüfung unterzogen. Zu diesem Behufe wurden 250 Bohnen durch 24 Stunden in destilliertem Wasser quellen gelassen, von der Samenhaut befreit und bei 110° getrocknet. Es hat sich ergeben, dafs die bei der Untersuchung der Bohnensamen erzielten Resultate für unsere Zwecke nicht verwendbar waren; es wird daher von nun an, um vergleichbare Daten zu erhalten, bei jeder Versuchsreihe ein Teil der zur Verwendung kommenden Samen einer quantitativen Analyse unterzogen werden.

In der beigeschlossenen Tabelle III sind die für die VII., VIII. und IX. Versuchsreihe erzielten Resultate der Analysen zusammengestellt, während im folgenden die Verteilung der Aschenbestandteile in der Asche der der Cotyledonen beraubten Keimlinge und der isolierten Keimblätter veranschaulicht wird.

Verteilung der anorganischen Stoffe in den Cotyledonen von *Phaseolus vulgaris:*

Ma	edonenasche a Gramme		In 250 Pflanzen sind enthalten Gramme				In 500 Cotyledonen sind enthalten Gramme			
	K_2O	P_2O_5	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5
Ma	49,14	22,14	0,235	0,164	1,382	0,651	0,090	0,080	0,498	0,224
Ma	52,09	30,70	0,012	0,033	0,312	0,107	0,109	0,150	1,057	0,623
Ma	49,60	22,24	0,286	0,157	1,362	0,641	0,073	0,069	0,434	0,194
Ma	52,00	30,00	0,018	0,058	0,509	0,170	0,104	0,142	1,018	0,587
Ju	54,32 54,32	23,46 23,44	0,122	0,099	0,909	0,448	0,074	0,090	0,665	0,287
Ju	54,00 54,00	27,06 27,00	0,006	0,051	0,347	0,189	0,053	0,136	1,040	0,520
	56,77	30,50					0,114	0,200	1,598	0,859

Lichtkulturen:

Versuchsreihe	Je 1 Teil	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	Verhältnis von CaO : MgO.
		war enthalten in	Teilen Asche:			
VII.	Normallösung	11,26	12,66	2,03	4,52	1 : 0,89
	kalkfreie Lösung	18,61	13,53	1,92	3,26	1 : 1,38
VIII.	Normallösung	11,97	12,67	2,01	4,51	1 : 0,95
	kalkfreie Lösung	18,83	13,79	1,92	3,34	1 : 1,37
	Dunkelkulturen:					
IX.	Normallösung	16,55	13,61	1,84	4,27	1 : 1,22
	kalkfreie Lösung	36,32	14,15	1,85	3,70	1 : 2,57

Verteilung der anorganischen Stoffe in den Keimlingen von *Phaseolus vulgaris,* denen die Cotyledonen abgenommen worden waren:

Lichtkulturen:

Versuchsreihe	Je 1 Teil	CaO	MgO	K_2O	P_2O_5	Verhältnis von CaO : MgO.
		war enthalten in	Teilen Asche:			
VII.	Normallösung	11,90	17,05	2,02	4,30	1 : 0,70
	kalkfreie Lösung	49,17	17,88	1,89	5,51	1 : 2,75
VIII.	Normallösung	11,71	17,61	2,03	4,31	1 : 0,67
	kalkfreie Lösung	53,11	18,04	1,88	5,43	1 : 2,94
	Dunkelkulturen:					
IX.	Normallösung	15,09	18,60	2,03	4,16	1 : 0,81
	kalkfreie Lösung	108,17	12,73	1,87	3,43	1 : 8,50

Aus der Tabelle III und den obigen Zusammenstellungen ergibt sich folgendes:

100 Teilen Asche der Cotyledonen bei den Kalkpflanzen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der VII. Versuchsreihe um 100,30 % mehr Asche.

100 Teilen Asche der Cotyledonen bei den Kalkpflanzen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der VIII. Versuchsreihe um 124,03 % mehr Asche.

100 Teilen Asche der Cotyledonen bei den Kalkpflanzen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der IX. Versuchsreihe um 57,14 % mehr Asche.

Es waren enthalten in

Teilen kalkfreier Asche	bei der Versuchsreihe	(Versuch)	Teile	und	Teile
200,30	VII.	13.	10,76 CaO		14,84 MgO.
224,03	VIII.	14.	11,87 „		16,24 „
157,14	IX.	15.	4,29 „		11,11 „
157,14	IX.	16.	4,31 „		11,03 „

100 Teilen Asche der Pflanzen ohne Cotyledonen bei den Kalkkeimlingen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der VII. Versuchsreihe um 78,91 % weniger Asche.

100 Teilen Asche der Pflanzen ohne Cotyledonen bei den Kalkkeimlingen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der VIII. Versuchsreihe um 65,41 % weniger Asche.

100 Teilen Asche der Pflanzen ohne Cotyledonen bei den Kalkkeimlingen entsprach bei den kalkfrei gezogenen Keimlingen bei der IX. Versuchsreihe um 64,75 % weniger Asche.

Es waren enthalten in:

Teilen kalkfreier Asche	bei der Versuchsreihe	(Versuch)	Teile	und	Teile
21,09	VII.	13.	0,42 CaO		1,18 MgO.
34,59	VIII.	14.	0,65 „		1,93 „
35,25	IX.	15.	0,30 „		2,79 „
35,25	IX.	16.	0,30 „		2,78 „

Es enthielten also 100 Teile Asche der Pflanzen und Cotyledonen der Kalkkulturen mit denen der kalkfreien Kulturen verglichen:

In den Pflanzen:

bei d. Versuchsreihe	(Versuch)	um mehr Teile Kalk	und	um mehr Teile Magnesia.
VII.	13.	7,99		4,67
VIII.	14.	7,90		3,75
IX.	15.	6,35		2,57
IX.	16.	6,35		2,58

In den Cotyledonen:

		um Teile Kalk	um Teile Magnesia
VII.	13.	1,91 weniger	6,98 weniger.
VIII.	14.	3,57 „	8,32 „
IX.	15.	1,73 mehr	3,75 „
IX.	16.	1,71 „	3,69 „

Während die Pflanzen der Kalkkulturen bei der VII. Versuchsreihe um 1,070 g, bei der VIII. um 0,853 g bei der IX. um 0,562 g mehr Kali als die der kalkfreien Kulturen enthielten, war in den Cotyledonen der Kalkpflanzen bei der VII. Versuchsreihe um 0,559 g, bei der VIII. um 0,584 g, bei der IX. um 0,375 g weniger Kali als bei den kalkfrei kultivierten Keimlingen enthalten.

An P_2O_5 enthielten die Pflanzen der normalen Kulturen bei der VII. Versuchsreihe um 0,544 g, bei der VIII. um 0,465 g, bei der IX. um 0,254 g mehr als die der Kulturen ohne Kalk. Die Cotyledonen der mit Kalk kultivierten Keimlinge waren bei der VII. Versuchsreihe

um 0,399 g, bei der VIII. um 0,393 g und bei der IX. um 0,233 g ärmer an P_2O_5 als die der ohne Kalk gezogenen Bohnen.

Die Differenz im Gehalte der einzelnen Stoffe in den beiden Aschen war im Dunkeln immer geringer als im Licht. Die Aufstellungen über die Verteilung der Nährstoffe in der Asche ergeben folgende Resultate:

CaO. In der Asche der Cotyledonen der im Lichte gezogenen Kalkpflanzen kam ein Teil Calciumoxyd auf 11,26 bis 11,97 Teile Asche, in der Asche der von den Cotyledonen befreiten Pflanzen auf 11,71 bis 11,90 Teile Asche. Im Dunkeln entsprachen bei den Cotyledonen 16,55, bei den Pflanzen 15,09 Teile der Asche einem Teile Kalk.

Obzwar in den Keimblättern der kalkfreien Kulturen im Licht mehr Kalk enthalten war als in denen der Normalkulturen, so war derselbe doch in der Asche der Ersteren im Vergleiche zu den übrigen Stoffen weniger konzentriert. Im Dunkeln enthielten die Cotyledonen der kranken Bohnen weniger Kalk als die der gesunden; das Verhältnis von CaO zu der Gesamtasche war hier wie 1 : 36,32.

Der Kalk in den Pflanzen ohne Cotyledonen konnte in den kalkfreien Kulturen nur aus den Keimblättern stammen; es wurden nur ganz geringe Mengen aufgenommen, wie dies aus der Zusammenstellung der absoluten in der Pflanze vorhandenen Stoffmengen ersichtlich ist. Besonders geringe Quantitäten von Kalk wanderten bei den im Dunkeln kalkfrei kultivierten Keimlingen in die Pflanzen ein, obzwar gerade aus den Cotyledonen dieser Keimlinge eine besonders starke Auswanderung des Kalkes stattgefunden hatte. Ein grofser Teil dieser Kalkmenge ist aber, wie früher gezeigt wurde, in die Nährlösung übergegangen.

K_2O. Das Kali war in den Keimblättern und in den Pflanzen der normal im Lichte gezogenen Keimlinge beinahe in der gleichen Konzentration vorhanden, obzwar erstere weniger von diesem Stoffe als letztere enthielten. Die gleiche Konzentration des K_2O wie bei den Normalpflanzen im Lichte zeigten auch die gesunden Pflanzen der Dunkelversuche, während in ihren Cotyledonen sich das Verhältnis von K_2O zu allen Aschenbestandteilen wie 1 : 1,84 stellte.

Die Cotyledonen der kalkfrei im Lichte gezogenen Bohnen, welche mehr Kali enthielten als die der Kalkbohnen, zeigten eine Verteilung des Kali in der Asche wie 1 : 1,92, während bei den Cotyledonen der Dunkelkeimlinge das Verhältnis von 1 : 1,85 und bei den Pflanzen ohne Cotyledonen, der kalkfreien Kulturen im Licht und

im Dunkeln, das Verhältnis von 1 : 1,89—1,87 beobachtet werden konnte.

P_2O_5 war bei den Kalkkeimlingen im Licht in der Asche der Pflanzen ohne Keimblätter immer konzentrierter als in der Asche der Cotyledonen; die Pflanzen und Cotyledonen der Dunkelkeimlinge enthielten verhältnismäfsig mehr davon, als die entsprechenden Organe der Lichtkeimlinge.

In den Cotyledonen aller kalkfreien Kulturen und in den Pflanzen der kalkfreien Dunkelkulturen war eine Konzentration des Phosphorpentoxyds den kalkhältigen Kulturen gegenüber wahrzunehmen, während in den im Lichte kalkfrei gezogenen Pflanzen P_2O_5 weniger konzentriert war.

MgO. Die für Magnesia erzielten Verhältniszahlen zeigten, dafs sich in der Asche der Cotyledonen der im Dunkeln bei Kalkzufuhr kultivierten Bohnen das Verhältnis von Magnesia zu der übrigen Asche, gegenüber dem in der Cotyledonenasche der Lichtbohnen bestehenden Verhältnisse verschlechtert hatte.

Das Gleiche war auch bei den Dunkelpflanzen den Lichtpflanzen gegenüber der Fall. In der Asche der Cotyledonen der ohne Kalk gezogenen Keimlinge war MgO weniger konzentriert, als bei den in dem kalkhältigen Substrate kultivierten Bohnen, bei den Dunkel-Keimlingen weniger als bei den Licht-Keimlingen.

Bei den kranken Pflanzen ohne Cotyledonen, welche im Lichte gezogen worden waren, wurde die Konzentration der Magnesia in der Asche der gesunden Pflanzen zwar nicht erreicht, sie kam ihr aber sehr nahe; hingegen war MgO in der Asche der kalkfreien Dunkelpflanzen viel konzentrierter als in der der Normalpflanzen.

Was das Verhältnis des Kalkes zur Magnesia in den Aschen der Cotyledonen und Pflanzen der in kalkfreien und kalkhältigen Lösungen gezogenen Bohnen anbelangt, so ist zu bemerken, dafs, während bei den Pflanzen und Cotyledonen der Kalkkulturen der Magnesiagehalt geringer war als der Kalkgehalt oder diesem beinahe gleich kam (nur bei den Versuchen im Dunkeln war das Verhältnis von CaO : MgO in den Cotyledonen wie 1 : 1,22), die Pflanzen und Keimblätter der kalkfreien Kulturen stets mehr Magnesia als Kalk enthielten. Besonders auffallend war der Unterschied zwischen der vorhandenen Kalk- und Magnesiamenge in den Pflanzen ohne Cotyledonen der kalkfreien Medien; die gröfste Differenz wiesen die Pflanzen der Dunkelversuche (IX. Versuchsreihe) auf. Bei den im Dunkeln ohne Kalkzufuhr gezogenen Pflanzen, denen die Cotyledonen abgenommen worden waren, stieg die Magnesiamenge auf das 8,5fache des Kalkgehaltes.

Aus den mitgeteilten Versuchen geht hervor, dafs in der Asche der in kalkfreien Lösungen gezogenen Keimlingen stets verhältnismäfsig mehr Magnesia vorhanden war, als in der Asche einer gleichen Anzahl in normaler Lösung kultivierter Keimlinge.

Kalkentzug hat bei den im Dunkeln kultivierten Pflanzen ohne Cotyledonen, verglichen mit den Kalkpflanzen, eine Steigerung der Konzentration der Magnesia in der Asche zur Folge, während bei den Lichtpflanzen die Konzentration der Magnesia in den gesunden Pflanzen nicht ganz erreicht wird.

Auch die Konzentration der anderen unentbehrlichen Nährstoffe und das Verhältnis derselben zum Kalk, wird durch den Kalkmangel stark beeinflufst. Ob in dieser Tatsache die Ursache der Erkrankung der kalkfrei gezogenen Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* zu suchen ist, wurde nicht näher geprüft.

Die Loew'sche Annahme vom Ersatze des Calciums in den Calcium-Nucleïn-Verbindungen durch Magnesium gewinnt durch die besprochenen Untersuchungen an Wahrscheinlichkeit, doch mufs erst durch weitere Beobachtungen festgestellt werden, ob das, unter den oben erwähnten Umständen, im Verhältnis zu den Kalkpflanzen in den kalkfrei gezogenen Pflanzen in gröfserer Menge vorhandene Magnesium nicht in anderer Weise Verwendung findet. Ferner wird auch noch die Funktion der anderen, in den ohne Kalk gezogenen Pflanzen gegenüber den Normalpflanzen, in gröfserer Menge beobachteten Aschenbestandteile nachgewiesen werden müssen.

Unsere weiteren, im Arbeitsplane auf Seite 265 mitgeteilten Untersuchungen werden sich darauf beschränken, festzustellen, wie die unentbehrlichen Nährstoffe, bei Kultur der Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* in verschiedenen Substraten, in der Pflanze verteilt sind und ob bei Mangel eines Nährstoffes ein anderer in erhöhtem Mafse von der Pflanze aufgenommen wird.

Zusammenfassung.

1. Die Erkrankung der in kalkfreien Nährstofflösungen im Licht kultivierten Keimlinge von *Phaseolus vulgaris* erfolgt um so schneller, je günstiger die sonstigen Wachstumsbedingungen sind. Im Dunkeln treten die Krankheitssymptome früher als im Licht auf. Je günstiger die Bedingungen für die Vegetation sind, desto mehr bleiben die kalkfrei gezogenen Pflanzen, zur Zeit des Auftretens der Erkrankung, in der Gröfse gegen die Kalkpflanzen zurück.

2. Unter ungünstigen Wachstumsverhältnissen entspricht der Unterschied im Gewichte der Aschenmenge zwischen mit und ohne Kalk kultivierten Bohnen beinahe der Differenz im Kalkgehalte. Dieser kleine Unterschied ist darauf zurückzuführen, daſs bei Kalkmangel in diesem Falle die anderen Nährstoffe in erhöhtem oder geringerem Maſse in der Pflanze, verglichen mit den in normalen Nährstofflösungen gezogenen Keimlingen, vorhanden sind.

3. Die Differenz im Kalkgehalte und Magnesiagehalte in der Asche der mit und ohne Kalk gezogenen Keimlinge vergröſsert sich mit dem intensiveren Wachstum und der stärkeren Assimilation.

Bei den Bohnen aus den kalkhältigen Nährlösungen der Lichtkulturen ist sowohl in den ganzen Pflanzen, in den Pflanzen ohne Keimblätter, als auch in den isolierten Cotyledonen Magnesia stets in geringerer Menge im Verhältnis zum Kalk vorhanden; im Dunkeln stellt sich das Verhältnis beiläufig wie 1:1, bloſs bei den isolierten Cotyledonen wie 1:1,2. Bei den kalkfreien Kulturen enthielten die untersuchten Pflanzen und Pflanzenteile immer mehr Magnesia als Kalk; der Unterschied war im Dunkeln besonders groſs. Der Magnesiagehalt der kalkfrei gezogenen ganzen Keimlinge der Licht- und Dunkelkulturen und der der Cotyledonen beraubten Keimlinge der Dunkelkulturen ist, verglichen mit der Menge der in den Kalkpflanzen enthaltenen Magnesia, stets verhältnismäſsig gröſser. In der Asche der im Licht ohne Kalk kultivierten Keimlinge, denen die Cotyledonen abgenommen worden waren, ist die Magnesia nicht so konzentriert, wie in den Normalpflanzen, doch wird deren Konzentration beinahe erreicht.

4. Die Richtigkeit der Loew'schen Annahme vom Ersatze des Calciums in den Calcium-Nucleïn- und Calcium-Plastin-Verbindungen durch Magnesium ist durch diese Ergebnisse noch nicht bestätigt. Weitere Untersuchungen werden erst über die Verwendung des im Überschuſs in den kalkfrei gezogenen Keimlingen und in den im Dunkeln kalkfrei kultivierten Pflanzen ohne Cotyledonen von *Phaseolus vulgaris* vorhandenen Magnesium und der anderen unentbehrlichen Nährstoffe Aufschluſs geben können.

5. Wie die Versuche ergaben, hatte der Kalkentzug eine bedeutende Veränderung im Gehalte der Pflanzen an Aschenbestandteilen bei *Phaseolus vulgaris* zur Folge, es äuſserte sich also die Wirkung des Kalkmangels bei unserer Versuchspflanze in äuſserst komplizierter Weise.

Biologische Versuchsanstalt in Wien, Dezember 1904.

Blütenbiologische Untersuchungen.

Von

Dr. Carl Detto.

I.

Über die Bedeutung der Insektenähnlichkeit der Ophrysblüte

nebst Bemerkungen über die Mohrenblüte bei Daucus carota.

Hierzu 5 Abbildungen im Text.

Linné fafste die ihm bekannten Formen der Orchideengattung Ophrys unter dem Namen Ophrys insectifera zusammen und deutete damit eine Ähnlichkeit der Blüten dieser Pflanzen, die heute auf zahlreiche Arten verteilt sind, an, welche, wenigstens bei unseren einheimischen Formen, jedem in höchstem Mafse auffällt.

Die Frage nach einer ökologischen Bedeutung der „Insekten" so sehr ähnlichen Blüten oder besser Labellen, da nur dieser Teil die Tierähnlichkeit zum Ausdrucke bringt, lag nahe und war berechtigt, nachdem solche Fragestellungen durch Darwin einen bestimmten, wissenschaftlichen Sinn bekommen hatten. Aber schon Robert Brown warf in einer seiner morphologischen Abhandlungen im Jahre 1833 diese Frage auf und kam auf den Gedanken, ob nicht bei Ophrys statt einer Anlockung der Insekten vielmehr eine Abschreckung derselben von Nutzen und durch die Form und Farbe der Blüten bewirkt sei. Darwin selbst wies diese Vermutung ab, und seitdem scheint sie kein Interesse mehr gefunden zu haben.

In den Sommersemestern 1903 und 1904 habe ich mich auf Veranlassung von Herrn Professor Stahl um eine experimentelle Behandlung dieser Frage bemüht. Ich ging dabei von der Voraussetzung aus, dafs man in erster Linie die Gewohnheiten der in Betracht kommenden Insekten zum Mafsstabe der Möglichkeit einer Mimicry machen müsse, und dafs unser eigenes Auge gewissermafsen nur der Fragesteller ist, der mit Vorurteilen an die Natur dieser Dinge herantritt. Es nehmen deshalb die Untersuchungen über das Verhalten der Bienen und Hummeln beim Blütenbesuche den breitesten Raum ein.

Der letzte Abschnitt bringt einige Bemerkungen über die Bedeutung der sog. Mohrenblüten bei Daucus.

Die im Vordergrunde stehende Absicht bei den Beobachtungen über Ophrys war es, zu zeigen, dafs nicht in Ähnlichkeiten allein, sondern nur in der Natur der Tiere der Beweis für das Vorhandensein einer Mimicry gefunden werden kann. Nur eine mit nachweisbarem Nutzen verbundene, also selektiv entstandene Ähnlichkeit verdient den Namen einer Mimicry. Entsprechend dieser Voraussetzung habe ich nicht das Vorhandensein von Mimicry bei den Ophrysblüten zu beweisen, sondern nur die Möglichkeit derselben zu beurteilen versucht.

Von grofsem Werte war mir bei meinen Beobachtungen die Belehrung über die Lebensweise und Gewohnheiten der Hymenopteren, welche mir Herr Entomologe H. Friese in Jena jederzeit mit gröfster Liebenswürdigkeit erteilte, der mir auch die Kenntnis der wichtigsten Arten vermittelte. Nicht minder verdanke ich den Abhandlungen des Herrn Dr. v. Buttel-Reepen, welche für die Blütenbiologie von grundlegender Bedeutung sind, wichtige Aufklärungen, ferner Herrn Privatgelehrten Johannsen in Jena die freundliche Erlaubnis, seine Bienenstöcke zu Versuchen benutzen zu dürfen. Mein Freund Dr. med. W. v. Göfsnitz hatte die Güte, viele mühsame Zählungen über den Fruchtansatz der Orchideen und die Häufigkeit der mohrenblütigen Daucusdolden auszuführen. Die Figuren 1 und 2 sind nach Photographien, die ich E. Roehler, Assistenten am zoologischen Institut in Jena, verdanke, angefertigt.

1. Über Fruchtansatz und Insektenbesuch bei Ophrys muscifera und aranifera.

Den auffallend geringen Fruchtansatz bei Ophrys muscifera Huds. und aranifera Huds. hat bereits Darwin (1877, pag. 43) ausdrücklich hervorgehoben und einige Zahlen dafür gegeben. Bei Muscifera brachten 49 Blüten (an 11 Pflanzen desselben Standortes) 7 Kapseln hervor. Nach Delpino soll, wie Darwin (pag. 44) angibt, Aranifera in Ligurien auf 3000 Blüten kaum eine, bei Florenz etwas mehr Kapseln bilden.

Ich füge noch einige auf genauen Zählungen beruhende Angaben über Fruchtansatz und Pollinienentleerung bei Ophrys und einigen anderen Orchideen aus der Umgebung von Jena hinzu, die ich v. Göfsnitz verdanke.[1])

Von drei verschiedenen Standorten ergaben sich für Muscifera folgende Zahlen:

1) Bei sämtlichen in diesem Abschnitte angegebenen Zählungen wurden nur geöffnete Blüten berücksichtigt.

1. 18. 6. 03. Von 869 Blüten (an 131 Pflanzen) sind 12 merkbar angeschwollen (1,4 %).
2. 17. 6. 03. Von 466 Blüten (an 113 Pflanzen) sind 7 merkbar angeschwollen (1,5 %).
3. 26. 6. 03. Von 53 Blüten (an 5 Pflanzen) sind 10 merkbar angeschwollen (1,9 %).

Die Beobachtungen fallen sämtlich in das letzte Drittel der Blütezeit (Mai und Juni) dieser Art[1]); es erwiesen sich also in dieser Zeit von 1388 Blüten erst 29 als befruchtet (2,1 %). Das Stadium der Schwellung war bei den untersuchten Blüten natürlich verschieden, doch wurden völlig reife Kapseln nicht gefunden, sondern nur grüne. Da die Zeit von der Bestäubung bis zur deutlich erkennbaren Schwellung des Fruchtknotens (bei in Wasser kultivierten abgeschnittenen Stengeln und allogamer Bestäubung) etwa 14 Tage beträgt, so kann ein grofser Teil der Bestäubungen an den gezählten Blüten erst in der zweiten Hälfte der Blütezeit stattgefunden haben, was auf die Seltenheit der Insektenbesuche noch deutlicher hinweist. Dieser Umstand wird noch auffälliger, wenn man bedenkt, dafs eine unbestäubte Blüte sich wenigstens 14 Tage lang frisch erhält.

Die diesjährigen Zählungen, an fünf Standorten vorgenommen, ergaben für Muscifera folgendes:

1. 12. 7. 04. Von 38 Blüten (an 8 Pflanzen) haben 2 angesetzt (5,3 %).
2. 13. 7. 04. Von 81 Blüten (an 17 Pflanzen) haben 2 angesetzt (2,4 %).
3. 15. 7. 04. Von 193 Blüten (an 30 Pflanzen) haben 19 angesetzt (9,8 %).
4. 17. 7. 04. Von 214 Blüten (an 28 Pflanzen) haben 6 angesetzt (2,8 %).
5. 20. 7. 04. Von 512 Blüten (an 66 Pflanzen) haben 50 angesetzt (9,8 %).

Das ergibt für die 1048 Blüten (149 Pflanzen) im Jahre 1904 7,5 % Fruchtansatz.

Die Angaben für Aranifera, welche sich bei Jena nur an einem Standorte in gröfserer Anzahl findet, umfassen ein geringeres Beobachtungsmaterial.[2]) Am 30. 5. 03, also gegen Ende der Blütezeit, die vom Mai bis Anfang Juni währt, zeigten von 127 Blüten (an 32 Pflanzen) 10 eine Schwellung des Fruchtknotens (8 %). Am 22. Mai dieses Jahres waren unter 153 Blüten (an 51 Pflanzen) 9 Fruchtansätze zu finden, also 6 %.

Diese Zahlen geben wenigstens eine ungefähre Vorstellung von der Gröfse des Fruchtansatzes bei Muscifera und Aranifera.

---

1) Die Blütezeiten sind stets nach M. Schulze (l. c.) angegeben.

2) Eine gröfsere Anzahl von Pflanzen verdanke ich Herrn cand. rer. nat. Stier.

Von einer anderen Seite her erhält man ein genaueres Bild für die Tätigkeit der Insekten, wenn man, wie es schon Darwin getan hat (l. c. pag. 42), die Zahl der entleerten Pollinien feststellt. Fehler sind nur insofern möglich, als gelegentlich durch das Anstreifen nebenstehender Pflanzen oder vorübergehender Menschen oder Tiere vielleicht eine Auslösung stattfinden kann. Sehr häufig bemerkt man eine solche Entleerung nach dem Einsammeln und Transport der Pflanzen; es wurde deshalb die Untersuchung der Pollinien an Ort und Stelle sogleich nach dem Abschneiden oder an der wachsenden Pflanze ausgeführt. Es ergab sich dabei folgendes:

Muscifera von drei Standorten:

1. 4. 6. 03. Von 68 Fächern (34 Blüten, 7 Pflanzen) sind 2 entleert (2 Blüten zur Hälfte), also 2,9 %.
2. 13. 6. 03. Von 1738 Fächern (869 Blüten, 131 Pflanzen) sind 102 entleert (60 Blüten zur Hälfte, 21 ganz), also 5,9 %.
3. 17. 6. 03. Von 932 Fächern (466 Blüten, 113 Pflanzen) sind 80 entleert (40 Blüten zur Hälfte, 20 ganz), also 8,6 %.

Darwin untersuchte 207 Blüten von 63 Pflanzen aus vier verschiedenen Standorten und fand, dafs 88 Blüten entweder beider oder eines Polliniums beraubt waren. Da von diesen 88 Blüten mit zusammen 176 Pollinien 31 nur je ein Pollinium verloren hatten, so waren aus den sämtlichen 207 Blüten von 414 Pollinien 145 durch Insekten entfernt worden, also 35 %. Diese Zahl ist beträchtlich höher als bei unseren Zählungen.

Da in der Mehrzahl der Fälle nur ein Pollinium aus jeder Blüte entfernt war, und auf Grund des Baues der Blüte, kann man annehmen, dafs in der Regel bei jedem Insektenbesuche nur ein Pollinium entführt wird. Es könnten demnach bei den von uns untersuchten Pflanzen in dem einen Falle 2, im anderen 102 und im letzten 80 Besuche stattgefunden haben; danach käme auf je 7—8 Blüten ein erfolgreicher Besuch.[1]) Wenn man bedenkt, dafs diese Pflanzen sehr lange blühen und dafs diese Zählungen aus der zweiten Hälfte der Blütezeit stammen, so gewinnt man eine Vorstellung von der aufserordentlichen Seltenheit des Insektenbesuches bei Muscifera.

Da die Kapsel- und Pollinienzählungen vom 13. und 17. Juni 1903 an demselben Materiale vorgenommen wurden[2]), so kann man aus

1) Insgesamt nämlich 1369 Blüten und 184 Besuche. — „Erfolgreich" nur in bezug auf die Entleerung.

2) Sämtliche gezählte Blüten wurden auf Schwellung und Entleerung hin untersucht.

ihnen gleichzeitig einen Schlufs ziehen, auf den Erfolg der Entleerungen, von denen dabei anzunehmen ist, dafs sie sämtlich durch Insekten bewerkstelligt wurden.

Von den 1385 an den genannten Tagen durchmusterten Blüten zeigten 19 angeschwollene Fruchtknoten, waren also höchst wahrscheinlich allogam befruchtet worden.[1]) Zu diesem Erfolge waren höchstens 19 Pollinien nötig, da mit einem derselben infolge der grofsen Elastizität der die Massulae zusammenhaltenden Fäden und der starken Klebrigkeit der Narbenfläche gewifs mehrere Blüten auch von Insekten belegt werden könnten. Nehmen wir aber trotzdem an, dafs 19 Pollinien verbraucht worden wären, so sind, weil am 13. Juni 102 und am 17. Juni 80 Pollinien entfernt waren, im Maximum 163 verloren gegangen, d. h. 89 %. Obwohl diese Rechnung nicht absolut richtig sein kann, weil trotz genauestem Absuchen nicht alle Exemplare eines Standortes gefunden werden können und weil man nicht weifs, wie weit die betreffenden Insekten mit den Pollinien von einem Standort zum anderen fliegen, so ergibt sich doch immerhin auch hieraus der äufserst schwache Besuch der Muscifera von seiten der bestäubenden Insekten.

Es dürfte von Interesse sein, mit diesen Ergebnissen die v. Göfsnitz'schen Beobachtungen an einigen anderen Orchideen der hiesigen Flora zu vergleichen.

A. Fruchtansatz (1903):

Cypripedium calceolus L., 26. 6. 03 (Blütezeit Mai und Juni): unter 57 Blüten (50 Pflanzen) 37 mit Fruchtansatz (65 %).

Orchis fusca Jaqu., 26. 6. 03 (Blütezeit Mai und Juni): unter 132 Blüten (5 Pflanzen) 22 Fruchtansätze (16,6 %).

Orchis militaris (Rivini), 26. 6. 03 (Blütezeit Mai bis Mitte Juni): von 118 Blüten (10 Pflanzen) 2 Fruchtansätze (1,7 %).

Platanthera bifolia Rchb., 26. 6. 03 (Blütezeit Ende Mai bis Anfang Juli): unter 617 Blüten (34 Pflanzen) 55 Fruchtansätze (9 %).

Platanthera chlorantha Custer, 26. 6. 03 (Blütezeit Mai bis Anfang Juli): unter 29 Blüten (1 Pflanze) 21 Fruchtansätze (72 %).

Gymnadenia albida Rich., 28. 6. 03 (Mai bis Juli): von 200 Blüten (20 Pflanzen) 185 Fruchtansätze (92,5 %).

1) Man darf annehmen, dafs in der Natur Schwellung durch Bastardierung höchst selten vorkommt. Selbstbefruchtung wurde nie beobachtet, vgl. Darwin (l. c pag. 41 u. 46); ich selbst habe zahlreiche Blüten geprüft und nie etwas bemerkt, was darauf hätte hindeuten können, auch nicht bei Aranifera.



B. Polliniensentleerung (1903):

Platanthera bifolia Rchb., 4. 6. 03: von 82 Blüten (14 Pflanzen) 2 Fächer leer (1,2 % der Fächer); am 13. 6. 03: von 207 Blüten (15 Pflanzen) 42 Fächer leer (10 % der Fächer); am 28. 6. 03: von 1630 Blüten (140 Pflanzen) 717 Fächer leer (22 %).

Platanthera chlorantha Custer, 30. 5. 03: von 207 Blüten (21 Pflanzen) 72 Fächer leer (17,4 %); am 4. 6. 03: von 357 Blüten (34 Pflanzen) 147 Fächer leer (20,6 %).

C. Fruchtansatz im Juli 1904:

Orchis militaris, am 20. 7. 04: unter 1188 Blüten (84 Pflanzen) 247 mit Fruchtansatz (21 %).

Orchis maculata, am 24. 7. 04: unter 615 Blüten (27 Pflanzen) 384 mit Fruchtansatz (62,4 %).

Platanthera bifolia Rchb., am 13. 7. 04: unter 109 Blüten (5 Pflanzen) 96 mit Fruchtansatz (88 %); am 15. 7. 04: unter 84 Blüten (5 Pflanzen) 74 mit Fruchtansatz (88 %); am 24. 7. 04: unter 187 Blüten (15 Pflanzen) 115 mit Fruchtansatz (61,5 %).

Platanthera chlorantha Custer, am 13. 7. 04: unter 64 Blüten (4 Pflanzen) 57 mit Fruchtansatz (80 %).

Gymnadenia conopea R. Br. (Blütezeit Ende Mai bis Anfang August), am 13. 7. 04: unter 659 Blüten (24 Pflanzen) 359 mit Fruchtansatz (54,5 %); am 15. 7. 04: unter 654 Blüten (22 Pflanzen) 480 mit Fruchtansatz (73,4 %); am 17. 7. 04: unter 1753 Blüten (46 Pflanzen) 1366 mit Fruchtansatz (80 %); am 20. 7. 04: unter 2160 Blüten (60 Pflanzen) 1692 mit Fruchtansatz (78,4 %).

Listera ovata R. Br. (Blütezeit Mai bis Anfang Juli), am 13. 7. 04: unter 280 Blüten (9 Pflanzen) 139 mit Fruchtansatz (49,6 %); am 20. 7. 04: unter 390 Blüten (12 Pflanzen) 258 mit Fruchtansatz (66 %).

Epipactis rubiginosa Gaud. (Blütezeit Ende Mai bis Anfang Juli), am 12. 7. 04: unter 1022 Blüten (62 Pflanzen) 959 mit Fruchtansatz (98,8 %); am 13. 7. 04: unter 1604 Blüten (100 Pflanzen) 1542 mit Fruchtansatz (95,4 %); am 17. 7. 04: unter 1425 Blüten (67 Pflanzen) 1399 mit Fruchtansatz (98,2 %).

Epipactis alba Crantz z. T. (Cephalanthera grandiflora) (Blütezeit Ende Mai und Juni), am 13. 7. 04: unter 22 Blüten (2 Pflanzen) 21 mit Fruchtansatz (95,4 %); am 20. 7. 04: unter 23 Blüten (3 Pflanzen) 20 mit Fruchtansatz (87 %).

Eine andere Reihe von Zählungen erhielt ich ebenfalls durch Göfsnitz aus montanem Gebiete (Weid bei St. Gallen in der Schweiz), welche in der Zeit vom 17.—20. August 1904 ausgeführt wurden und folgende, mit den vorigen im Ganzen übereinstimmende Resultate hatten.

Orchideen von St. Gallen, August 1904:

Orchis maculata L.: unter 8285 Blüten (227 Pflanzen) 5601 mit Fruchtansatz (67,6 %).

Orchis latifolia L.: unter 1445 Blüten (58 Pflanzen) 1025 mit Fruchtansatz (80 %).

Gymnadenia conopea R. Br.: unter 4385 Blüten (80 Pflanzen) 3705 mit Fruchtansatz (84,5 %).

Platanthera chlorantha Custer: unter 265 Blüten (an 12 Pflanzen) 237 mit Fruchtansatz (89,4 %).

Platanthera bifolia Rchb.: unter 306 Blüten (an 16 Pflanzen) 267 mit Fruchtansatz (87,2 %).

Epipactis alba Crantz z. T.: unter 586 Blüten (an 126 Pflanzen) 453 mit Fruchtansatz (77,3 %).

Epipactis viridiflora Hoffm.: unter 356 Blüten (an 17 Pflanzen) 269 mit Fruchtansatz (75,6 %).

Neottia nidus avis Rich.: unter 582 Blüten (an 20 Pflanzen) 420 mit Fruchtansatz (72,2 %).

Man ersieht aus dieser Zusammenstellung, dafs die Falterblumen Platanthera bifolia und chlorantha, Gymnadenia albida und conopea, einen sehr starken Fruchtansatz erzielen können, wenn auch gelegentlich, wahrscheinlich infolge ungünstiger Standortsverhältnisse, der Besuch gering ist (9 % Ansatz bei P. bifolia). Bei den Angaben für Gymnadenia conopea ist zu berücksichtigen, dafs die Beobachtungen aus dem Anfange der zweiten Hälfte der Blütezeit stammen.

Bei Orchis latifolia und maculata entspricht der Ansatz der Tätigkeit der Besucher, der Bienen und Hummeln.

Die Bestäuber der O. fusca und militaris scheinen noch unbekannt zu sein. Bei diesen Arten wäre ein höherer Fruchtansatz zu erwarten gewesen, doch sind die Zählungen für eine endgültige Beurteilung nicht umfassend genug. Der Ansatz bei Cypripedium kann wohl mit Bezug auf die Bestäuber und die Blüteneinrichtung als verhältnismäfsig stark bezeichnet werden. Dagegen ist der Ansatz bei Listera ziemlich schwach zu nennen, weil diese Pflanze auch zur Selbstbestäubung befähigt ist und weil die anderen Selbstbestäuber, Epipactis alba und rubiginosa, sehr hohe Zahlen erreichen.

Es sind also hiernach die Falterblumen und die autogamen Arten, welche den besten Erfolg haben.

Den vorher mitgeteilten Tatsachen entspricht es, dafs mit Bestimmtheit eine Insektenart, welche die Bestäubung bei Muscifera oder Aranifera ausführte, bisher nicht beobachtet wurde. Genauere Angaben macht nur H. Müller, der einmal eine Grabwespe (Gorytes mystaceus L.) (1873, pag. 81) und einmal eine Asfliege (Sarcophaga) (1878, pag. 336) auf der Blüte sah, jedoch ohne eine Auslösung von Pollinien zu bemerken. In den Alpen konnte er an einem reichen Standorte Ende Juni kein besuchendes Insekt auffinden (1881, pag. 73). Auch Knuth (l. c. Bd. II, 2, pag. 442) gibt an, dafs er auf Capri zahlreiche Ophrys-Arten überwacht habe ohne jemals ein Insekt zu entdecken, und dafs Appel bezüglich O. Bertolonii und arachnites bei Riva und am Gardasee zu dem gleichen Ergebnisse gekommen sei.

Herr Max Schulze in Jena teilte mir mit, dafs er Aranifera sechs Stunden lang vergeblich beobachtet habe. Ich selbst habe Ende Mai 1903 diese Pflanze von 2 bis 4 Uhr nachmittags an ihrem natürlichen Standorte und bei hellem Sonnenschein und gutem Insektenfluge beobachtet ohne den Bestäuber zu sehen[1]). Es kam aber eine Apide etwa in der Gröfse und der Farbe der Honigbiene, liefs sich in schnellem, geradem Fluge auf dem Labellum nieder und fuhr mit den Mundwerkzeugen schnell zur Narbenhöhle hin. Darauf bog es sich sofort zurück, wobei es einen Schleimfaden aus der Narbe mit herauszog, hielt sich mit den hinteren Füfsen am Labellum und suchte sich mit den vorderen zu reinigen. Dann flog es, ehe ich es fangen konnte, sehr schnell wieder davon; die Pollinien blieben unberührt. Dafs dieser Besucher der legitime Bestäuber nicht gewesen sein kann, darf man ohne weiteres annehmen.

Es flogen an diesem Hange aufserdem zahllose mittelgrofse und kleinere Fliegen herum, aber nur eine setzte sich während der zwei Stunden auf eines der Labellen, kam jedoch gar nicht in die unmittelbare Nähe des Gynostemiums. Auch in diesem Jahre (Pfingsten 1904) kontrollierte ich den Standort der Aranifera ohne Erfolg; ich stellte auch wieder einige Pflanzen zusammen an einer günstigen, von zahlreichen Fliegen umflogenen Stelle; aber obwohl mindestens jeder Quadratfufs des weiten, sonnenbeschienenen Hanges von mehreren dieser Insekten belebt war, ging kein einziges an die Blüten.

---

1) Es standen dort zwei eingewurzelte Pflanzen und es wurden zehn weitere dazu gestellt.

Am 13. Juni 1903 habe ich anderthalb Stunden lang zehn nahe beieinander gewachsene Exemplare von Muscifera bewacht. Es umschwärmten während dieser Zeit (5—6^{30} nachmittags) zahlreiche mittelgrofse Fliegen die Stengel. Aber erst während der letzten halben Stunde setzten sich nacheinander zwölf Tiere auf ihnen nieder und betupften mit ihren Rüsseln eingehend die Inflorescenzachsen, krochen auch auf die Blüten, oft über die Seitenpetalen, und betupften die Blüten selbst ganz nahe an der Narbe, von oben und unten kommend, langsam und ruhig. Es fand aber keine Pollinienanheftung statt. Im Mai dieses Jahres habe ich die Beobachtung an denselben Exemplaren und einigen hinzugesteckten wiederholt; diesmal ging keine der zahlreich vorhandenen Fliegen auf die Stengel oder Blüten.

Ausgenommen den oben erwähnten Fall scheint noch niemals beobachtet worden zu sein, dafs Apiden die Blüten von Aranifera und Muscifera aufsuchen, und es ist so gut wie ausgeschlossen, dafs die Honigbiene und die Hummeln als Bestäuber in Betracht kommen, obwohl sie an den Standorten dieser Pflanzen häufig zu beobachten sind, da verschiedene andere von ihnen gut beflogene Arten dort zum Teil in gröfseren Massen gleichzeitig blühen. Dahin gehören z. B. die von Hummeln aufgesuchten Polygonatum multiflorum, Orchis tridentata, fusca, militaris[1]), Trifolium-Arten, Aquilegia vulgaris, Primula officinalis, Rosa-Arten, ferner Thymus serpyllum, Lotus corniculatus, Polygala vulgaris von Hummeln und Honigbienen besucht, Ajuga genevensis von Hummeln und anderen Apiden, Fragaria vesca von Honigbienen und niederen Bienenarten, Euphorbia cyparissias von niederen Bienen und Blattwespen beflogen.

Es ist also gewifs ein reiches Insektenmaterial an den Standorten der genannten Pflanzen vorhanden; es scheinen aber selbst die niederen Apiden und andere Hymenopteren die Blüten so gut wie ganz zu meiden. Denn dafs die betreffenden Tiere nur zufällig den Beobachtern entgangen seien, läfst sich an der Hand der oben gegebenen Statistik des Fruchtansatzes und der Pollinienentleerung nicht annehmen. Man kann vielmehr der ganzen Sachlage nach wohl mit Recht den Schlufs ziehen, dafs höhere Apiden, vor allem Hummeln und Honigbienen, die Blüten überhaupt nicht bestäuben, weil sonst

1) Für Orchis fusca (purpurea) und militaris geben Müller und Knuth keine Besucher an; es dürften aber doch nach Analogie zunächst die Hummeln in Betracht kommen.

ein bei weitem besseres Resultat zu erwarten wäre, wie der Vergleich mit dem Fruchtansatze bei Orchis maculata und latifolia zeigt.

Die Frage, warum Hummeln und Honigbienen die Blüten der Ophrys aranifera und muscifera nicht befliegen, soll im folgenden eingehender untersucht werden.

2. Über die Ursachen des Ausbleibens der Bienen bei Ophrys.

Dafs eine streng symmetrische Labellum-Blüte von höheren Bienen vermieden wird, ist eine gewifs auffällige Erscheinung. Die Frage nach den Bedingungen derselben liefse sich von vornherein beantworten, und ich will solche Deutungsmöglichkeiten zunächst anführen, zugleich mit Hinweisen auf ihren Erklärungswert.

1. Dafs die in Betracht kommenden Insekten in genügender Anzahl an den Standorten der Ophrys-Arten vorkommen, habe ich bereits hervorgehoben. Dieser Umstand kommt also nicht in Frage.

2. Man könnte an die Unscheinbarkeit der Blüten oder der Infloreseenz denken, aber es gibt viel unscheinbarere und verstecktere Blüten, welche reichlich von den in Rede stehenden Insekten besucht werden: Rhamnus frangula, Ampelopsis hederacea, Bryonia dioeca und viele andere.[1]) Von niedrig wachsenden Kräutern wird z. B. Viola tricolor v. arvensis von Bienen und Hummeln beflogen.

3. Auch die Farbe der Blüte kann für sich allein nicht verantwortlich gemacht werden (Muscifera dunkelpurpurn bis schwarzrot, Aranifera braun bis grau- oder olivenbraun), weil viele ähnlich gefärbte Blumen keineswegs vermieden werden. So wird Nonnea pulla von Eucera-Arten, Bartsia alpina von Hummeln, Geranium phaeum, Scrophularia nodosa, Lonicera alpigena von Honigbienen und Hummeln besucht.[2])

Auch die Anordnung der Blüte an der Achse und ihr Bau kann keinen Grund abgeben. Zwar sind die verwandten Formen, welche von höheren Bienenarten besucht werden (Orchis), mehr oder weniger trichterförmig oder labiatenartig gestaltet, wer aber das Treiben der Bienen und Hummeln auf den Blüten genauer beobachtet hat, weifs, dafs sie selbst durch die schwierigsten Strukturverhältnisse nicht ab-

---

1) Z. B. Sicyos angulata, Trianosperma, Vitis vinifera, Reseda-Arten, Vaccinium myrtillus, Acer-Arten, Rhamnus cathartica, Rhus cotinus, Gleditschia triacantha, Ptelea trifoliata, Tilia (vgl. Knuth l. c.).

2) Lonicera alpigena sehr stark von Honigbiene und verschiedenen Hummelarten im hiesigen botanischen Garten.

gehalten werden, nach Beute zu suchen und auch unter ganz ungewöhnlichen Bedingungen die Untersuchung von Blüten vornehmen. Wenn sie z. B. die von Bombus terrestris gebissenen Löcher an Symphytum oder Vicia sepium benützen, so ist das gewifs keine normale, von vornherein durch einen nichtvariablen Instinkt diktierte Reaktion, und wenn sie sich an den kleinen Blüten der Rhamnus frangula und der Viola tricolor v. arvensis festzuhalten wissen, so kann die Form des Ophrys-Labellum nicht als ungünstig für das Anfliegen und Festhalten an der Blüte bezeichnet werden. Müller sah in den Alpen einen Bombus terrestris ♀ sich vergeblich bemühen, den Rüssel in die Blüten der Erica carnea zu bringen, und einen B. hortorum ♀, welcher nur solche Blütenbüschel dieser Pflanze aufsuchte, die er, rückwärts auf dem Boden liegend, mit dem Rüssel erreichen konnte (1881, pag. 385).

4. Ophrys aranifera scheint völlig geruchlos zu sein, O. muscifera läfst in gröfseren Mengen einen sehr schwachen, angenehm aromatischen Geruch erkennen. Dafs für den Menschen geruchlose Blüten reichlich besucht werden, ist bekannt; es ist aber kaum nötig, deshalb, wie es Kerner (l. c.) für Ampelopsis tut, anzunehmen, dafs ein nur den Insekten bemerkbarer Geruch entwickelt wird, und für die Bienen dürfte nach den Untersuchungen von Andreae (l. c.) diese Hypothese sogar falsch sein. Nicht riechend sind auch Bryonia dioica, Vaccinium myrtillus und Trianosperma (vgl. Knuth l. c. Bd. I pag. 106 und Kerner l. c. Bd. II pag. 201).

Einen abstofsenden, nur den Bienen und Hummeln bemerkbaren Geruch besitzen die Blüten nicht, da diese Tiere unter bestimmten Versuchsbedingungen sich ganz in der Nähe der Blüten aufhalten resp. über sie hinwegkriechen, ohne Notiz von ihnen zu nehmen (vgl. weiter unten).

5. Der Pollen der Ophrydinen scheint von Bienen ganz allgemein nicht gesammelt zu werden, was aus der Organisation der Pollinien und den Gewohnheiten dieser Insekten leicht verständlich ist. Da aber Orchis und andere sehr wohl von Bienen besucht werden, so kann darin kein Grund gesehen werden, der das Ausbleiben derselben erklären könnte.

6. Dagegen ist ein sehr wichtiger Umstand der Mangel an Nektar. H. Müller (1878, pag. 336) gibt zwar an, dafs „unter günstigen Bedingungen“ an Muscifera-Labellen eine mediane Reihe von Nektartröpfchen abgeschieden werde, diese Sekretion mufs aber sehr selten sein, da ich sie mit Gewifsheit an keiner Blüte feststellen konnte,

weder im Freien, noch an Blüten, die sich im Laboratorium geöffnet hatten, auch nicht morgens oder abends.

So könnte also der Mangel an verwertbaren Produkten, besonders des Nektars, die Bienen abhalten, die Ophrys-Blüten zu besuchen.

Aber auch diese Erklärung würde nicht ausreichen, um die ganz auffallende Vernachlässigung dieser Pflanzen von seiten jener beweglichen und stets suchenden Insekten verständlich zu machen.

Da diese Tiere nicht „wissen" können, ob sie auf einer Blüte etwas „Brauchbares" finden werden oder nicht und da sie (weder Honigbiene noch Hummeln) überhaupt spezifische Lieferanten unter den Pflanzen ihres Gebietes nicht haben,[1]) wovon man sich am leichtesten und besten in den botanischen Gärten überzeugen kann, so bleibt es unter allen Umständen eine auffallende Tatsache, dafs man niemals Bienen oder Hummeln gesehen hat, die versucht hätten, auf den Ophrysblüten etwas zu erbeuten.

Dafs die Honigbiene und gewisse kurzrüfslige Hummeln (Bombus terrestris und mastrucatus) häufig Blüten aufsuchen, deren Nektar sie nicht ohne weiteres erreichen können, ist bekannt; sie helfen sich dann durch Aufbeifsen der Kronröhre, und Müller beschreibt sehr anschaulich, wie eine Hummel erst nach längerem vergeblichen Bemühen sich auf unrechtmäfsige Weise des Nektars zu bemächtigen wufste. Er schildert diesen Vorgang folgendermafsen: „Bombus terrestris L. ♀ (mit nur 7—9 mm langem Rüssel) sah ich auf die Oberseite einer Aquilegiablüte fliegen, mit der Zungenspitze an der Basis der Kelchblätter herumlecken, als sie hier nichts fand an die Unterseite der Blüte kriechen, den Kopf in einen Sporn stecken; da sie hier wieder nichts fand, nochmals auf die Oberseite kriechen, nochmals vergeblich mit der Zungenspitze an der Basis der Kelchblätter herumlecken, endlich aber den Sporn an der Umbiegungsstelle anbeifsen, die Rüsselspitze in das gebissene Loch stecken und auf diesem Wege den Honig stehlen. An den übrigen Sporen derselben Blüte und an jeder folgenden Blüte wiederholte sie nun ohne weiteres Besinnen die Honiggewinnung durch Einbruch. Wahrscheinlich hatten die zahlreichen Exemplare von B. terrestris L. ♀, welche ich vor- und nachher mit dem Anbeifsen der Sporne beschäftigt sah, auch erst durch Probieren gelernt, wie sie den Honig erlangen konnten" (1873, pag. 119). Die Bienen beifsen gleichfalls Löcher in diese

---

1) Vgl. auch H. Müller, 1873, pag. 427.

Blüte oder benutzen wie in vielen anderen Fällen die von den Hummeln verursachten.

Eine ähnliche Beobachtung, ebenfalls B. terrestris betreffend, machte Müller an Primula elatior und fügt hinzu: „Diese Tatsache ist bemerkenswert, da sie nebst vielen ähnlichen von mir berichteten beweist, dafs die Insekten nicht durch Instinkt zu bestimmten ihnen angepafsten Pflanzen geleitet werden, sondern dafs sie probieren, wo sie ankommen können[1]) und den Honig nehmen, wo und wie sie ihn erlangen können" (1873, pag. 347). Die Honigbiene und Osmia rufa sah Müller (l. c.) den Rüssel mehrmals in verschiedene Blüten der Primel stecken, dann aber diese Pflanzen überhaupt verlassen. Auch auf Iris pseudacorus suchen Honigbienen bekanntlich umsonst den Nektar zu erlangen. Müller (1873, pag. 70) sah eine sich mehrfach vergeblich bemühen und dann auf Ranunculus acer übergehen, wo sie längere Zeit sog. Im hiesigen botanischen Garten sah ich eine ganze Anzahl von Honigbienen an der genannten Pflanze ihre erfolglosen Bemühungen ausführen; sie flogen von Blüte zu Blüte und quälten sich sekundenlang etwas zu erreichen. Vielleicht gelingt es ihnen aber ab und zu ein wenig Nektar zu erlangen (vgl. Knuth l. c. Bd. II, 2, pag. 466), und das mag sie veranlassen, längere Zeit auf den Pflanzen zu verweilen, entgegen der Beobachtung Müllers an Primula.

Müller hat mehrfach beschrieben, wie Bienen und Hummeln verschiedene Blüten erfolglos besuchen, so Bombus terrestris, lapponicus und pratorum (sämtlich ♀) Crocus vernus, eine Falterblume (1881, pag. 59). Mit Gewalt zwängten sich Hummeln in die Falterblume Rhinanthus alpinus, ohne etwas zu erreichen und drei Königinnen des B. mastrucatus versuchten vergeblich die Kronröhre der Pedicularis verticillata mit den Kiefern von aufsen her zu erbrechen; ebenso B. terrestris (l. c. pag. 287 und 297). Die Honigbiene sah Müller vergeblich an der grofsblütigen Form Calamintha alpina saugen (l. c. pag. 321), Bombus mendax an Gentiana nivalis (l. c. pag. 343). Nach einigen vergeblichen Anstrengungen gingen die Tiere zu anderen Blüten über.

Man mufs sich fragen, warum nicht auch Ophrys in dieser eingehenden Weise von Hummeln und Bienen untersucht wird.

Alle soeben besprochenen Blüten (Aquilegia usw.) enthalten freilich Nektar, und es könnte auf diesen Umstand zurückgeführt werden, dafs die Tiere diese Pflanzen überhaupt aufsuchen.

1) Von mir gesperrt. Dieselbe Ansicht bei Darwin (1877, pag. 399).

Aber zwingend ist diese Erklärung ebenfalls nicht, da die Nektarwitterung dieser Insekten sich nur auf sehr kurze Entfernungen erstreckt, wie aus verschiedenen Versuchen hervorgeht. „An einem schönen Tage," schreibt Darwin (1877, pag. 408), „als Bienen unablässig die kleinen blauen Blüten der Lobelia erinus besuchten, schnitt ich von einigen sämtliche Kronenblätter ab, von anderen nur die unteren gestreiften Kronenblätter, und diese Blüten wurden nun nicht einmal wieder von den Bienen ausgesogen, obgleich einige faktisch über sie wegkrochen. Die Entfernung der zwei kleineren oberen Kronenblätter allein macht in ihren Besuchen keinen Unterschied." Entsprechende Versuche machten Lubbock (l. c. pag. 236) und Andreae (l.c. pag. 19 u. pag. 29 f.) bezüglich der Honigwitterung der Biene. Ich selbst stellte zwischen Bienenstöcken ein Papier und vor ihnen Muscifera-Blüten mit ganz reinem, von diesen Völkern stammendem einjährigen Honig auf, ohne ein einziges der zahlreich umherschwebenden Tiere darangehen zu sehen; es geschah auch am nächsten Tage nicht und auch nicht bei zufällig aus einem Stocke ausfliefsendem frischen Honig.[1])

Wie wenig weit die Geruchswahrnehmung bei der Honigbiene reicht, heben auch Forel (l. c. pag. 27 f.) und v. Buttel-Reepen hervor; letzterer zeigte, dafs selbst der Weiselgeruch im Freien von nahe vorüberfliegenden Individuen nicht wahrgenommen wird (l. c. pag. 24); Andreae experimentierte mit gut besuchten Reseda-Pflanzen und konstatierte, dafs die Honigbienen, nachdem die Mehrzahl der Pflanzen abgepflückt und in ein dunkelbraunes Gazenetz gesteckt war, nur die stehengebliebenen Pflanzenstöcke weiter beachteten, während niedere Arten (Prosopis und Andrena) an das Netz flogen (l. c. pag. 31). Sehr interessant ist das Verhalten der Biene in der Buchweizentracht, das v. Buttel-Reepen (l. c. pag. 49 f.) mit folgenden Worten schildert: „Stehen die Völker im Buchweizen, so ist der Flug nur in den frühen Morgenstunden bis gegen 10 Uhr lebhaft, dann läfst er nach und ruht den übrigen Teil des Tages fast ganz, um am andern Morgen wieder stark zu beginnen. Der Buchweizen honigt nämlich nur früh morgens; sowie die Nektarquellen versiegen, fliegen die Bienen noch ein paar Mal hinaus und stellen dann den vergeblichen Flug ein. Trotz des schimmernden Blütenmeeres, trotz des starken Duftes findet man tage-

1) Bei der Honigbiene spielt freilich die „Trachtstimmung", wenn man so sagen darf, eine grofse Rolle und ihr Verhalten zum Honig kann sehr verschieden sein. Vgl. z. B. Giltay, l. c. pag. 373 u. 374.

über von ungefähr 10 Uhr an gewöhnlich nur sehr wenige Bienen in den Buchweizenfeldern." Es geht aus dieser Beobachtung hervor, dafs die Bienen nur deshalb nicht weiter sammeln, weil sie nichts mehr finden und nicht deshalb, weil ihnen irgendwie bekannt ist, dafs von 10 Uhr ab nichts mehr vorhanden sei, was sie gebrauchen könnten. Wichtig ist eben für uns, dafs sie überhaupt suchen.

Wie in letzter Zeit Forel (l. c.) und besonders Andreae[1]) (l. c.) wiederum nachgewiesen haben, ist es in allererster Linie die Farbe, welche die höheren Bienen anlockt, und besonders das Experiment Darwins an Lobelia erinus[2]) ist geeignet, die Tatsache hervorzuheben, dafs selbst in grofser Nähe nicht das Vorhandensein von Nektar, sondern das einer bunten Blüte für den Besuch und die Ausnützung dieser Nektarquelle mafsgeblich ist[3]) (vgl. auch Giltay l. c.).

Im übrigen mufs daran erinnert werden, dafs das Verhalten der Bienen gegenüber ihrem Honig nicht übertragen werden darf auf ihre Beziehungen zum Blütennektar. Der Honig ist ein durch die Tätigkeit der Tiere veränderter Nektar und besteht in der Regel nicht, und vielleicht überhaupt niemals völlig, aus dem Nektar einer einzigen Pflanzenart. Man wird diese Tatsache beachten müssen bei experimentellen Untersuchungen, wo häufig Nektar und Honig als gleichwertig behandelt werden. Für den vorliegenden Fall war es jedoch nur von Bedeutung zu wissen, dafs Stoffe, welche von den Bienen sehr gern genossen werden, oft selbst aus geringer Entfernung nicht gewittert werden. Wir dürfen mit Rücksicht darauf sagen, dafs der Nektarmangel bei Ophrys das völlige Ausbleiben der höheren Bienen nicht erklärt; man müfste immerhin Tiere finden, welche wenigstens den Versuch machen, auf diesen Blüten etwas zu entdecken.

Man mufs aufserdem hinzufügen, dafs die Tiere, auch wenn der Nektarduft wichtig für die Anlockung wäre, doch nicht „wissen" könnten, ob nicht vielleicht Pollen zu erbeuten ist. Da aber diese Tiere überhaupt nichts wissen und keine Betrachtungen über Eventualitäten anstellen, so mufs irgend etwas vorhanden sein, was sie herbeizieht, und das ist, wie genugsam feststeht, der optische Reiz der Farben. Dafs in der Farbe unserer Ophrys-Arten keine Ursache für

1) Vgl. auch Giltay l. c.

2) Darwin erwähnt an derselben Stelle, dafs nach Andersen Bienen eine Calceolaria nach Entfernung der Kronblätter nicht wieder besuchten.

3) Wenigstens unter gewissen die Einstellung der Tiere betreffenden Voraussetzungen; vgl. den später folgenden Aufsatz.

die Insekten liegen kann, diese Blüten nicht aufzusuchen, haben wir oben gesehen.[1])

Es gibt aber auch einige Blumen, welche Nektar in genügender Menge sezernieren und dennoch nicht von Bienen und Hummeln aufgesucht werden; bekannte Beispiele sind Veratrum album und Epipactis latifolia. Müller hat Veratrum album in den Alpen beobachtet und zahlreiche Insekten, besonders Dipteren, den Nektar saugen sehen, doch nie eine Bienenart auf dieser Pflanze angetroffen[2]). Von Epipactis latifolia gibt Darwin (1877, pag. 407) an, dafs sie von Bienen und Hummeln niemals berührt werde, obgleich sie dicht an den Pflanzen vorüberfliegen und der Nektar für den Menschen einen angenehmen Geschmack hat und auch bekanntlich von der Wespe aufgesucht wird. Da man auch von einem abstofsenden Grunde bei diesen Pflanzen nichts bemerkt und die trübschmutzig gelbe Blüte des Veratrum kaum die Ursache des Ausbleibens sein kann, so würden vergleichende Experimente an diesen Blüten vielleicht Gelegenheit bieten, interessante Einblicke in den komplizierten Reaktionsmechanismus der höheren Apiden zu gewinnen.

7. Ein ganz anderer Gesichtspunkt, das Ausbleiben der Honigbienen und Hummeln auf den Ophrys-Blüten zu erklären, böte sich, wenn man ausginge von einer Idee, welche Robert Brown bereits im Jahre 1833 (l. c.) aussprach. Er äufsert sich in der zitierten Abhandlung folgendermafsen: „Es mag bemerkt werden, dafs die Befruchtung in der Gattung Ophrys häufig ohne die Hilfe von Insekten erreicht und im allgemeinen die ganze Pollenmasse der befruchteten Narbe anhaftend gefunden wird. Darnach könnte man vermuten, dafs die merkwürdigen Blütenformen bei dieser Gattung zur Abschreckung bestimmt sind, nicht zur Anlockung der Insekten, deren Hilfe unnötig zu sein scheint und deren Tätigkeit wegen der verminderten Klebrigkeit des Retinaculum schädlich sein könnte. Dazu will ich auch noch die Bemerkung wagen, dafs die Insektenformen der Orchideenblüten den Insektenarten ähneln, welche in dem Vaterlande der betreffenden Pflanzen vorkommen“ (l. c. pag. 740—741). Dieser zunächst etwas abenteuerlich klingende Gedanke Browns wird wohl hauptsächlich deshalb bei den zu Deutungen vielfach sehr geneigten Blütenbiologen keine Beachtung gefunden haben, weil er von Darwin in seinem

1) Ophrys apifera ist sogar eine sehr farbige Blume und wird ebensowenig von höheren Bienen besucht wie die anderen.

2) Nach Knuth (l. c. II, 2 pag. 516) haben Schletterer und v. Dalla Torre in Tirol die Gartenhummel als Besucher gesehen.

grundlegenden Orchideenwerke zurückgewiesen wurde. Darwin erhebt folgenden Einwand: „Robert Brown hatte die Idee, dafs die Blüten (von Apifera) den Bienen glichen, um deren Besuche abzuweisen; dies scheint mir jedoch äufserst unwahrscheinlich zu sein. Die Blüten mit ihren rosa Kelchblättern gleichen keiner britischen Bienenart und wahrscheinlich ist es, wie ich gehört habe, richtig, dafs die Pflanze ihren Namen nur darum erhielt, weil das haarige Labellum dem Unterleib der Hummel etwas ähnlich ist. Wir sehen, wie phantastisch viele der Namen sind — eine Art wird die Eidechsen-, eine andere die Frosch-Orchis genannt. Bei Ophrys muscifera ist die Ähnlichkeit mit einer Fliege viel gröfser als die von O. apifera mit einer Biene, und doch hängt die Befruchtung der ersteren absolut nur von der Hülfe der Insekten ab und wird auch nur durch dieselben bewerkstelligt" (1877 b, pag. 48).

Brown hatte offenbar die Meinung, dafs die Insekten überhaupt von den Ophrys-Blüten abgewiesen werden sollten. Er war nach Darwin (1877 b, pag. 46) der Erste, der die Selbstbestäubungseinrichtung bei Apifera erkannte, da er aber dieses Faktum auch auf die übrigen Arten übertrug, so hat Darwin entschieden Recht, wenn er darauf aufmerksam macht, dafs bei der Fliegen-Ophrys, welche auf Insekten angewiesen ist, die Brown'sche Ansicht nicht zutreffen könne. Sobald man sich aber die Frage stellt, warum ganz bestimmte Insekten unter den Besuchern fehlen, so kann auf Grund der Gewohnheiten der ausgeschlossenen Tiere die Idee Browns unter Umständen ganz wohl ihre Bedeutung haben, wenigstens ist sie beachtenswert.

Natürlich wäre es unrichtig, die ganze Ophrys-Blüte einem Insekte zu vergleichen; es kann sich nur um das Labellum handeln. Eine Insektenähnlichkeit der Labellen von Apifera, Muscifera und Aranifera ist aber für das menschliche Auge unzweifelhaft vorhanden, und Linné fafste infolgedessen sämtliche Arten mit dem Namen Ophrys insectifera zusammen (vgl. Schulze l. c. Nr. 26). Die Ähnlichkeiten aber im einzelnen zu bestimmen, dürfte aussichtslos sein. Man könnte von der Apifera-Blüte sagen,[1]) dafs sie den Anschein erwecke, als ob in einer hellrosafarbenen Blüte eine gröfsere Arbeiterin der Garten- oder Erdhummel säfse und Nektar söge. Das Labellum von Muscifera dagegen gleicht wohl kaum einer einheimischen Fliege,

---

1) Gut kolorierte Abbildungen findet man in dem zitierten Orchideenwerke von M. Schulze.

sondern eher gewissen Schmetterlingsarten (Zygaena und Verwandte). Was Aranifera betrifft, so habe ich an einer dem Standorte dieser Art (mäfsig bewachsene Kalkgeröllhänge) ensprechenden Örtlichkeit eine Spinne gefunden, die zwar ein wenig kleiner war als die Labellen durchschnittlich sind, in der Farbe (grau mit hellerer Zeichnung) aber und in der Form (jederseits ein Höcker) des Hinterleibes dem Labellum einigermafsen ähnlich. Die letztgenannten beiden Blüten machen also etwa den Eindruck, als ob in einer grünen Blüte in dem einen Falle eine Spinne, in dem anderen ein kleiner dunkler Schmetterling mit horizontal eingeschlagenen Flügeln säfse.[1])

Ich habe keine Mühe darauf verwandt, Insekten ausfindig zu machen, mit denen die Labellen in Form und Farbe genauer zu identifizieren wären. Wenn der Gedanke Browns überhaupt einen Wert hat, so kann er nicht in dem Nachweise einer speziellen Ähnlichkeit liegen; denn es müfste in einem solchen Falle auf den Blüten Insekten geben, welche ganz spezifische und verbreitete Feinde der Honigbiene oder der Hummeln wären und welche von diesen Tieren gemieden und geflohen würden. Daran ist aber, so viel ich weifs, gar nicht zu denken.[2]) Und wenn eine Biene oder Hummel von einer Blüte zurückschreckt, welche bereits von einem anderen Insekte besetzt ist, so tut sie das unter allen Umständen, mag sich nun eine Hummel, ein Schmetterling, eine Fliege oder Spinne in der Blüte befinden. Es mag ja öfters geschehen, dafs eine Biene oder Hummel sich in dem Netze einer gröfseren Spinne fängt und überwältigt wird, dafs aber auf diesem Wege ein besonderer Instinkt, Spinnen zu vermeiden, entstehen könne, dürfte doch sehr unwahrscheinlich sein. Völlig unstatthaft aber wäre es, auf eine so vage Vermutung einen Fall von Pflanzenmimicry zu gründen.

Diese Überlegungen machten es nötig, die Frage in anderer Weise zu formulieren. Man mufste ausgehen von dem Verhalten der in Rede stehenden Insekten beim Blütenbesuche, um zunächst überhaupt die Möglichkeit einer abschreckenden Wirkung der Labellen und die Bedingungen einer solchen Wirkung zu untersuchen.

Diese Vorfrage soll kurz im vierten Abschnitte erörtert werden; zunächst seien einige Gesichtspunkte hervorgehoben, welche es als

1) Die Zygaenen sind übrigens durch einen unangenehmen Geruch ausgezeichnet.

2) Herr Friese teilte mir mit, dafs es unter den Spinnen eine Art gibt, welche Bienen und Hummeln auf den Blüten überfällt; sie ist aber mimetisch geschützt (braun oder grün), wird von den Insekten nicht erkannt und ähnelt nicht der Aranifera.

möglich erscheinen lassen, dafs mit dem Fernhalten der Honigbienen und Hummeln von den Blüten der Ophrys-Arten ein Nutzen für diese Pflanzen verbunden ist.

3. Vermutlicher Nutzen einer Abschreckung der Bienen von den Ophrys-Blüten.

Da die Honigbienen und Hummeln solche Pflanzen, auf denen sie nichts finden, in der Regel nach dem Besuche einer oder weniger Blüten verlassen, um sie nicht wieder aufzusuchen, so könnte es für Ophrys, deren Blüten sehr bald der Pollinien beraubt sein würden, nicht ganz bedeutungslos sein, wenn solche Insekten fern blieben, die eine erfolgreiche Pollinienübertragung gar nicht bewirken könnten. Bei Orchis-Arten, welche von Bienen und Hummeln besucht werden, weist das Vorhandensein eines Spornes darauf hin, dafs der Kopf der Tiere bei jedem Besuche eine derartige Stellung zu Rostellum und Narbe einnimmt, dafs die Anheftung der Pollinien und ihre Einführung in die Narbenhöhle einer zweiten Blüte nach Niederlegung der Caudiculae in erfolgreicher Weise erfolgen kann. Bei der spornlosen Ophrys würde der Erfolg ein ganz anderer sein. Die schnell arbeitenden Tiere würden sich bemühen mit dem Rüssel in die Narbenhöhle einzudringen, da eine andere Höhlung, in der sie Nektar suchen könnten, fehlt; infolgedessen würden sie, wenn sie ruhig tasteten, die Klebdrüsen mit dem Kopfe überhaupt nicht berühren oder bei ungestümerem Vorgehen sich die Pollinien so unregelmäfsig ankitten, dafs gar keine Garantie dafür bestünde, dafs sie auf einer anderen Blüte in erfolgreicher Weise der Narbe genähert würden, da eben das die Bewegungen in übereinstimmender Weise Regelnde, die Führung des Rüssels durch den Sporn, hier fortfällt.

Es kommt hinzu, dafs die Pollinien von Ophrys muscifera nach Darwin (1877 b, pag. 40) sechs Minuten brauchen, um die notwendige Überbiegung nach vorn (um 90°) auszuführen, eine Bewegung, die auch bei Aranifera langsam, bei Orchis mascula aber z. B. in einer halben Minute erfolgt (Darwin l. c. pag. 11). Dieser Umstand würde zur Folge haben, dafs die Ophrys-Pollinien in die erforderliche Stellung erst gekommen sein würden, wenn das Insekt bereits mehrere Blüten untersucht und, da es nichts fände, die Pflanze bereits verlassen hätte, denn in sechs Minuten kann eine Biene oder Hummel eine grofse Anzahl von Blüten regelrecht ausbeuten. Die schon so erhebliche Pollinienverschleppung würde auf diese Weise durch die

äufserst sammeleifrigen Bienen und Hummeln noch beträchtlich vermehrt werden.[1])

Die verhältnismäfsige Enge der Narbenhöhle bringt einen weiteren Nachteil mit sich. Geht eines der in Betracht kommenden Insekten vom Pollen- zum Nektarsammeln über und gerät dabei an Ophrys, so wird es leicht, wenn es etwa von der oft benachbarten Rosa kommt, fremden Blütenstaub mit seinen Kopfhaaren auf die Narbenfläche übertragen und dadurch die Möglichkeit der sicheren Anheftung eigenen Pollens beträchtlich vermindern, indem die Gröfse der klebenden Fläche, von der die Bestäubungsmöglichkeit in hohem Mafse abhängt (weil die Insekten nicht mit der Absicht kommen, die Narbe zu bestäuben) verringert wird. Man kann sich davon leicht durch einen Versuch überzeugen, und wenn man z. B. etwas Pollenstaub von Pinus in die Narben schüttet und die Blüte dann kräftig abstäubt, wird man sehen, dafs trotzdem so viel davon haften bleibt, dafs ein Pollinium nicht mehr festklebt, weil die ganze Klebefläche verunreinigt worden ist. Jedenfalls aber würde die Anzahl der eindringenden Pollenschläuche vermindert werden, wie Strasburger (l. c. pag. 59) bei Orchis Morio nach Bestäubung mit Scilla hispanica bemerkte. Ferner wäre von Nachteil für die Ophrys-Blüte, dafs selbst heterogener Pollen in den Griffelkanal und das Ovarium einzudringen vermag und so die Chancen des eigenen Pollens mindestens einschränkt. Strasburger (l. c. pag. 81) hat bei Orchis und anderen Orchideen eine Beeinträchtigung durch keimenden fremden Pollen allerdings nicht bemerken können, doch hat dieser Forscher mit Ophrys-Arten nicht experimentiert. Auch Hildebrand (1865) hat solche Versuche nicht angestellt.

Ich habe deshalb einige solche Bastardkreuzungen mit Ophrys muscifera und arenaria vorgenommen, indem ich nach dem Vorgange von Hildebrand (1863) und Strasburger die Orchideen einfach in Leitungswasser aufstellte, wobei sie sich, wenn man das Wasser und die Schnittflächen öfter erneuert, bis zur völligen Reifung der Samen halten.

Kreuzungsversuche mit Ophrys.

Aranifera gekreuzt mit anderen Arten (Mai 1903):

1. Ar. (5)[2]) × Orchis tridentata (25. 5.): am 16. 6. sind 2 Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.

---

1) Knuth (l. c. Bd. I pag. 197) sah eine Honigbiene auf Trifolium repens 30—40 Besuche in einer Minute machen.

2) Die Ziffer in Klammern bedeutet die Anzahl der gekreuzten Blüten.

Trid. (9) × Ar. (25. 5.): am 16. 6. sind sämtliche Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.

2. Ar. (6) × O. fusca (25. 5.): am 16. 6. sind 3 Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
   Fusca (13) × Ar. (25. 5.): am 16. 6. kein Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
3. Ar. (3) × Polygonatum multiflorum (25. 5.): am 16. 6. kein Fruchtknoten angeschwollen; Pflanze sehr bald vertrocknet.[1])
4. Ar. (4) mit dem eigenen Pollen (autogam): am 16. 6. sind 3 Fruchtknoten geschwollen; 16. 7. viele Embryonen.

Muscifera gekreuzt mit anderen Arten (Mai 1903).

1. Musc. (5) × Orchis tridentata (25. 5.): am 16. 6. sind 4 Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. sehr vereinzelte Embryonen.
   Tridentata (5) × Musc. (25. 5.): am 16. 6. sämtliche Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
2. Musc. (5) × O. Rivini (25. 5.): am 16. 6. ein Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
   Rivini (8) × Musc. (25. 5.): am 16. 6. kein Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. keine Embryonen.
3. Musc. (4) × Himantoglossum (27. 5.): am 16. 6. an einem Fruchtknoten zweifelhafte Schwellung; 16. 7. keine Embryonen.
   Him. (5) × Musc. (27. 5.): am 16. 6. sind sämtliche Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. vereinzelte schlechte Embryonen, 27. 7. ebenso.
4. Musc. (3) mit dem eigenen Pollen (autogam) (26. 5.): am 16. 6. zwei Fruchtknoten angeschwollen; 16. 7. zahlreiche Embryonen.

Muscifera gekreuzt mit anderen Arten (Juni 1904).

I. Muscifera × Orchis Rivini.

A. Eine Muscifera mit 5 Blüten:

Blüte 1[2]): am 4. 6. × Musc., 22. 6. starke Schwellung.[3])
„ 2: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. geringe „
„ 3: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. „ „
26. 7. keine Embryonen.

1) Wegen des schnellen Absterbens der Pflanze glaubte ich, es könnte sich um eine Art von Giftwirkung handeln. Bei der Wiederholung (1904) blieb die Pflanze mit den Fruchtknoten frisch, entwickelte aber keine Embryonen.

2) Die erste ist jedesmal die unterste der zum Versuche verwendeten Blüten einer Ähre. In diesen und den späteren Fällen stets Xenogamie.

3) Wo die Angaben über die Embryonen fehlen, waren die Fruchtknoten nicht zur Reife gekommen, resp. vertrocknet.

Blüte 4: am 6. 6. × Rivini, 22. 6. keine Schwellung
„ 5: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. „ „

B. Eine Muscifera mit 5 Blüten:
Blüte 1: am 4. 6. × Musc., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlreiche gute Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.
„ 3: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.
„ 4: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.
„ 5: „ 6. 6. × Rivini, 22. 6. geringe Schwellung,
26. 7. keine Embryonen.

II. **Muscifera gleichzeitig mit O. Rivini und Muscifera belegt.**

A. Eine Muscifera mit 3 Blüten:
Blüte 1: am 6. 6. × Musc., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. starke Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 3: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. geringe Schwellung.

B. Eine Muscifera mit 4 Blüten:
Blüte 1: am 6. 6. × Musc., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. viele Embryonen, vielfach sehr klein.
„ 3: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. viele Embryonen, vielfach sehr klein.
„ 4: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung,
26. 7. viele Embryonen, vielfach sehr klein.

C. Eine Muscifera mit 4 Blüten:
Blüte 1: am 6. 6. × Musc., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 2: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 3: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.
„ 4: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. kräftige Schwellung,
26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

D. Eine Muscifera mit 4 Blüten:

Blüte 1: am 6. 6. × Musc., 22. 6. starke Schwellung, 26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 2: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. starke Schwellung, 26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 3: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. starke Schwellung, 26. 7. zahlr. grofse Embryonen.

„ 4: „ 6. 6. × Musc. + Riv., 22. 6. keine Schwellung.

III. Muscifera zuerst mit O. Rivini, später mit Muscifera belegt.

A. Eine Muscifera mit 4 Blüten (2 Tage später mit Musc.):

Blüte 1: am 6. 6. × Riv., 22. 6. geringe Schwellung.

„ 2: „ 6. 6. × Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung, 26. 7. keine Embryonen.

„ 3: „ 6. 6. × Riv. + Musc. (8. 6.), 22. 6. mäfs. Schw., 26. 7. wenige grofse Embryonen.

„ 4: „ 6. 6. × Riv. + Musc. (8. 6.), 22. 6. mäfs. Schw., 26. 7. wenige grofse Embryonen.

B. Eine Muscifera mit 4 Blüten (9 Tage später mit Musc.):

Blüte 1: am 6. 6. × Riv., 22. 6. starke Schwellung, 26. 7. keine Embryonen.

„ 2: „ 6. 6. × Riv., 22. 6. mäfsige Schwellung.

„ 3: „ 6. 6. × Riv. + Musc. (15. 6.), 22. 6. starke Schw., 26. 7. keine Embryonen.

„ 4: „ 6. 6. × Riv. + Musc. (15. 6), 22. 6. sehr geringe Schwellung.

IV. Muscifera gleichzeitig mit Salvia pratensis und Muscifera belegt.

Eine Muscifera mit 5 Blüten:

Blüte 1—5: am 10. 6. × Salv. + Musc., 22. 6. kräftige Schwellung, 26. 7. sämtliche Kapseln mit zahlr. grofsen Embryonen.

V. Muscifera gleichzeitig mit Lotus corniculatus und Muscifera belegt.

Eine Muscifera mit 2 Blüten:

Blüte 1—2: am 10. 6. × Lot. + Musc., 22. 6. mäfsige Schwellung, 26. 7. zwei Kapseln mit zahlr. grofsen Embryonen.

VI. Muscifèra nur mit Lotus corniculatus belegt.

1 Blüte: am 11. 6. bestäubt, 22. 6. Labellum noch frisch, 26.7. völlig vertrocknet.

VII. **Muscifera gleichzeitig mit Anthyllis vulneraria und Muscifera belegt.**

Eine Muscifera mit 3 Blüten (und 2 unreifen „Kapseln"):

Blüte 1: am 10. 6. × Anth. + Musc., 22. 6. geringe Schwellung, 26. 7. zahlreiche grofse Embryonen.

„ 2: „ 10. 6. × Anth. + Musc., 22. 6. geringe Schwellung.

„ 3: „ 10. 6. × Anth. + Musc., 22. 6. mäfsige Schwellung.

(„Kapseln": am 26. 7. zahlreiche grofse Embryonen.)

VIII. **Muscifera nur mit Anthyllis vulneraria belegt.**

Eine Muscifera mit 3 Blüten:

Blüte 1—3: am 11. 6. bestäubt, 22. 6. Blüte 1 und 3 noch nicht, bei 2 das Labellum vertrocknet, keine Schwellung, 26. 7. sämtlich vertrocknet, Fruchtknoten desgl.

IX. **Muscifera gleichzeitig mit Onobrychis sativa und Muscifera belegt.**

Eine Muscifera mit 5 Blüten (Bestäubung am 10. 6.):

Blüte 1: nur diese am 22. 6. angeschwollen, am 10. 8. mit reifer Kapsel und zahlreichen grofsen Embryonen.

Die Versuche ergeben[1]), dafs bei Muscifera wie bei Aranifera durch den Pollen anderer (an ihren Standorten vorkommender) Orchideennarten zwar Schwellung der Fruchtknoten, aber keine Embryobildung (wenigstens keine normale) erzeugt wird, während phanerogame Arten desselben Standortes (Lotus, Anthyllis) keine Schwellung, aber auch keine bemerkbare Schädigung veranlassen, da die Blüten noch lange Zeit frisch bleiben. (Versuch VI u. VIII, 1904.)

Wurde Muscifera (II A—D) gleichzeitig mit Muscifera und Orchis Rivini belegt, so bildeten von 11 Blüten 6 zahlreiche gut entwickelte Embryonen, 2 Blüten gar keine und 3 Blüten zum grofsen Teile schlechte Embryonen.

Wurde Muscifera (III A) zuerst mit O. Rivini und zwei Tage danach mit Muscifera belegt, so wurden wenige grofse Embryonen erzielt; geschah die Nachbestäubung mit Muscifera 9 Tage später, (III B), so trat gar keine Embryonenbildung mehr ein.

Bei gleichzeitiger Befruchtung von Muscifera mit Salvia und Muscifera (IV) erzeugten sämtliche Blüten Kapseln mit zahlreichen wohlentwickelten Embryonen; bei gleichzeitiger Belegung mit Mus-

---

1) Natürliche Bastardbildung zwischen Ophrys und anderen Orchideengattungen scheint nicht vorzukommen, wenigstens fand ich bei Focke (l. c.) und Schulze (l. c.) nichts darüber.

cifera und Anthyllis (VII) erzeugte von 3 Blüten nur eine zahlreiche gute Embryonen, die anderen gingen zugrunde; bei gleichzeitiger Belegung mit Muscifera und Onobrychis (IX) brachte von 5 Blüten nur eine zahlreiche, gut ausgebildete Embryonen hervor.

Strasburger kam auf Grund zahlreicher Versuche zu dem Schlusse, dafs Schutzeinrichtungen der Blüten gegen fremden Pollen überflüssig seien; „selbst da, wo der fremde Pollen seine Schläuche in den Griffel und Fruchtknoten der fremden Pflanze treiben kann[1]), wachsen die eigenen Pollenschläuche unbehindert zwischen den fremden abwärts und gelangen zu normaler Funktion" (l. c. pag. 81).

Die geringe Anzahl meiner Versuche erlaubt zwar keine gültigen Schlüsse, aber vielleicht die Annahme, dafs eine ungünstige Beeinflussung der eigenen Pollenmassen nach vorheriger Belegung der Narbe mit fremdem Pollen nicht ausgeschlossen ist. Bei der grofsen Pollinienverschleuderung, welche Ophrys (vermutlich gerade durch den adäquaten Bestäuber) zu erleiden hat und dem äufserst geringen Fruchtansatz dieser Pflanzen, der wahrscheinlich nur durch die hohe Zahl der Samen in einer Kapsel und die Fähigkeit zu vegetativer Erhaltung einigermafsen ausgeglichen wird, blieb es dennoch von Interesse, die Wirkung der Blütenform auf die Bienen experimentell zu prüfen. Bei einer bestimmt abschreckenden Wirkung auf diese Tiere würde es nicht bedeutungslos und wohl auch nicht erfolglos sein, nach dem Nutzen der Erscheinung zu suchen.

4. Das Verhalten der Honigbienen und Hummeln beim Blütenbesuche.

Es wird jedem, der einmal seine Aufmerksamkeit dem Leben und Treiben der Bienen oder Hummeln an den Blüten geschenkt hat, bekannt sein, dafs die Tiere beim Anfluge auf eine Blüte stets abschwenken, wenn die Blüte bereits von irgend einem anderen Insekt oder einem Vertreter derselben Art besetzt ist. Seltener habe ich beobachtet, dafs eine Biene die andere verjagt, wenn die eine bereits festen Fufs gefafst hatte; häufig fliegen dann beide ab.

Dieses Abschwenken findet nicht nur statt, wenn es sich um Blüten handelt wie die von Symphytum oder um andere Röhren- oder um Labiaten-Blüten, die eben nur von einem Tiere zu einer Zeit besucht werden können. Ganz dieselbe Beobachtung kann man viel-

1) Ich sah die Pollen von O. Rivini auf den Narben der Muscifera (mediane Längsschnitte) 24 Stunden nach der Bestäubung teilweise in der Keimung begriffen, nach 48 Stunden wenige Schläuche im „Griffelkanal" und 5 Tage nach der Bestäubung noch nicht im Fruchtknoten.

mehr auch machen, wenn eine Honigbiene oder eine Hummel gerade auf eine schon besetzte Stelle einer grofsen Pollenblume, z. B. Paeonia, oder eines gröfseren Distelkopfes zufliegt, sie vermeidet dann häufig den ganzen Blütenstand. Und selbst bei Symphytum habe ich gesehen, dafs Hummelarbeiterinnen, wenn sie beim Anfluge auf eines der hängenden Blütenbüschel gerade auf eine besetzte Blüte trafen, das ganze Büschel unter scharfem Abschwenken vermieden und ein anderes beflogen.

Ganz anders dagegen verhalten sich die Tiere, wenn sie nicht anfliegen, sondern kriechend an eine solche Blütengesellschaft herankommen. In diesem Falle stören sie einander fast nur bei allzu harter Berührung.

Auf Paeonia, wo Bienen und Hummeln zahlreich Pollen sammelten, habe ich diese Insekten selbst vor bei weitem kleineren Halictus-Arten zurückschrecken sehen, trotz der grofsen gelben Scheibe, welche die reifen Staubbeutel zusammen darstellen. Ich füge aber hinzu, dafs es ab und zu auch vorkommt, dafs eine schnell anfliegende Biene auf eine andere auf der Blüte saugende und pollensammelnde aufstürzt; dann fliegen beide meistens davon.

Um das soeben geschilderte Verhalten der Insekten noch etwas genauer kennen zu lernen, wurden einige einfache Versuche mit toten Bienen und Hummeln und mit anderen Gegenständen in folgender Weise angestellt. Mit Äther getötete Bienen und Hummelarbeiterinnen wurden auf schwarze, dünne stählerne Insektennadeln so aufgesteckt, dafs der Messingknopf derselben zwischen den Haaren der Körper verdeckt war, und nach völliger Verdampfung des Äthers auf gut besuchten Blüten befestigt. Anfang Mai wurde eine schön blühende Pulmonaria von Osmia rufa und einer Anthophora und aufserdem von der hummelähnlichen und auch nach Apiden-Art, aber fliegend saugenden Fliege Bombylius häufig besucht. Auf die Blütenstände dieser Pflanze wurden die erwähnten toten Tiere gesteckt und es zeigte sich nun, dafs die sammelnden Insekten, wenn sie beim Anfluge sich in der Richtung auf jene befanden, nahe vor ihnen abschwenkten und sich anderen Blüten der Pflanze zuwandten.

Auf einem von Honigbienen reichlich besuchten Exemplar von Paeonia officinalis (dunkelrot) wurde der Versuch mit gleichem Erfolge wiederholt. Aber nur wenn die aufgesteckten[1]) Insekten in der Anfluglinie standen, wurden die Blüten vermieden, d. h. wenn die Tiere

1) Die Nadeln wurden nur so tief eingesteckt, dafs die Insekten 2—3 cm über den Staubbeuteln schwebten.

direkt in die Blüte hineinflogen. Kamen sie von den Blütenblättern herabgekrochen oder -geflogen oder kamen sie im Fluge so heran, dafs ihnen der fremden Gegenstand leicht entgehen konnte, so liefsen sie sich ruhig auf der Blüten nieder.

Auf einer weifsrosa blühenden Paeonia arborea wurden in derselben Weise, wie vorher die Insekten, die dunkelfarbenen Blüten von Cynoglossum officinale befestigt. Die Wirkung war dieselbe. Den gleichen Erfolg hatten auch in derselben Art angebrachte Fragmente aus den Blättern der Paeonia, deren Substanz an sich die Bienen nicht abschreckt, und die so an der Nadel befestigt waren, dafs die Köpfe derselben unsichtbar blieben. Waren die verwendeten Cynoglossum-Blüten mit einem Tropfen Honig versehen, so änderte sich die Wirkung nicht.

Ich ziehe aus diesen Beobachtungen den Schlufs dafs alle heterogenen und auffälligen, nicht zur Blüte gehörigen Gegensände als Fremdkörper auf das Auge[1]) der anfliegenden Bienen und Hummeln wirken und deshalb das Abschwenken veranlassen. Diese Beobachtungen beziehen sich auf die Honigbiene und die im hiesigen Garten häufigen Hummelarten (B. terrester, hortorum, lapidarius, agrorum, hypnorum, meist die sog. Arbeiter).

5. Die Wirkung der Aranifera- und Muscifera-Blüten auf Bienen und Hummeln.

Bei den jetzt zu schildernden Versuchen wurde in derselben Weise mit aufgesteckten Ophrysblüten verfahren wie vorher mit anderen Blüten und mit Insekten.

Ein wichtiges Ergebnis schicke ich voraus, dafs es sich nämlich nicht um Geruchsqualitäten der Ophrysblüten handelt. Wenn Aranifera- oder Muscifera-Blüten auf anderen Blumen oder Infloreseenzen, die von Bienen besucht wurden, steckten, so bewegten sich häufig die ankriechenden Tiere in unmittelbarster Nähe derselben oder auch über sie hinweg, ohne im geringsten Notiz von ihnen zu nehmen. Es geht daraus hervor, dafs ein übrigens auch für die menschliche Nase nicht oder nur bei gröfseren Massen (von Muscifera) eben bemerkbarer, in diesem Falle schwach aromatischer Geruch für das sogleich zu beschreibende Benehmen der Insekten bedeutungslos ist.

Aranifera und Muscifera auf Paeonia. Die Blüten der Ophrysarten wurden so auf Nadeln gesteckt, dafs der Kopf der letzteren im Gewebe des Gynostemium verschwand. Auf den Blumen

1) Über optische Orientierung der Bienen vgl. H. v. Buttel-Reepen, 1900.

der erwähnten weifsen Paeonie in der vorher für Cynoglossumblüten angegebenen Weise befestigt, wirkten sie auf die eifrig Pollen sammelnden Honigbienen ebenso wie die oben besprochenen Präparate, d. h. eine einzige Blüte war imstande, die grofse Paeoniablume von allen den Bienen frei zu halten, die in der Richtung auf erstere angeflogen kamen. Dabei war es gleichgültig, ob nur das Labellum oder die ganze Blüte aufgesteckt wurde. Auch eine der grofsen „Königinnen" von Bombus lapidarius verhielt sich wie die Honigbiene.[1])

Dieser Versuch auf der roten Paeonie ausgeführt, verlief in derselben Weise. Die Wirkung der zwischen die Staubbeutel gesteckten Blüten ist für anfliegende Tiere nicht anders. Mehrmals wurde beobachtet, dafs die in der Nähe der letzteren sitzenden Bienen aufflogen, wenn sie beim Umherlaufan zwischen den Staubgefäfsen direkt von vorn auf das Labellum sich zubewegten. Waren sie seitlich daneben beschäftigt, so safsen sie oft mit den Füfsen der einen Seite auf dem Labellum, ohne sich erschreckt zu zeigen. Auch im ersteren Falle setzten sie sich meist gleich wieder an einer anderen Stelle in der Paeoniablüte nieder.

A r a n i f e r a und M u s c i f e r a auf S y m p h y t u m oder C y n o g l o s s u m. Symphytum officinale (fl. albo) wurde in der zweiten Hälfte Mai eifrig von Bienen und kleinen Hummelweibchen (Arbeitern) besucht. Es wurden nun bei dieser Pflanze drei Araniferalabellen auf je einem der Blütenbüschel so befestigt, dafs das Labellum die äufserste Kronenröhre (d. h. die der Anflugs- resp. Beobachtungsseite zugewandte) so bedeckte, dafs es mit seinem unteren Rande bis zum Kronsaume der Symphytumblüte reichte, den Eingang derselben aber frei liefs.

Innerhalb einer halben Stunde wurden etwa 10 Besucher (Biene und Hummeln verschiedener Art) gezählt, die auf diese Blütenbüschel anflogen, um in einer Entfernung von einigen Zentimetern sofort abzuschwenken. Als besonders scheu erwiesen sich die Hummeln.

Von der unbesteckten Seite kommend liefsen sich die Tiere ruhig nieder, flogen aber manchmal auf, wenn sie beim Weiterkriechen über die Kronenöffnungen von unten an das Labellum gelangten, also an seinen Vordersaum stiefsen.

Blüten oder Labellen beider Ophrysarten auf die Inflorescenzen von Cynoglossum officinale gesteckt, ergaben dasselbe.

M u s c i f e r a auf R h a p o n t i c u m p u l c h r u m. Es ist bekannt, dafs die Bienen an traubigen oder ährenförmigen Blütenständen von

1) Die Beobachtungszeit betrug je nach Gunst der Verhältnisse 30—60 Minuten.

unten anfliegen und dann Blüte um Blüte aussaugend an der Infloreszenz emporsteigen. An den grofsen, rosa- und hellkarminfarbenen Köpfen des Rhaponticum pulchrum verhielten sie sich ähnlich, indem sie sich zunächst an den Randblüten niederliefsen und von dort ihre Tätigkeit begannen.

Wurde dieser Anflugsrand im halben Umkreise mit Musciferalabellen oder ganzen Blüten in Zwischenräumen von 1—2 cm besteckt, so wurden die Köpfe von dieser Seite her nicht mehr beflogen, da die anfliegenden Insekten (Honigbiene, Osmia sp. und verschiedene Hummelarbeiter) dicht vor den fremden Blüten schwebend wieder abschwenkten, trotz der verhältnismäfsig breiten Passagen zwischen diesen.

Bei anderen Köpfen derselben Pflanze wurde der Anflugsrand ebenso mit Musciferablüten besteckt, aus denen aber alle dunkelgefärbten Teile, also Labellum, innere fadenförmige Perigonblätter und auch Gynostemium, vollkommen entfernt und die so angeordnet waren, dafs sie sich gegenseitig berührten. Diese Köpfe wirkten in keiner bemerkbaren Weise auf die Insekten, da sie sich fast stets ohne Zögern auf oder neben den grünen Rudimenten niedersetzten.

Dem Schauspiel der Vermeidung der mit Labellen besäumten Rhaponticumköpfe und der Ignorierung der grünen Blütenteile der Ophrysblüte habe ich anderhalb Stunden zugesehen ohne eine prinzipielle Abweichung zu bemerken. Der Versuch wurde am 20. Juni bei heller Sonne und gutem Fluge ausgeführt. Als am folgenden Tage die Labellen eingetrocknet und geschrumpft waren, übten sie keine deutliche Wirkung mehr aus.

Diesen und den folgenden Versuch konnte ich mit Aranifera nicht wiederholen, da genügendes, frisches Material um diese Zeit nicht mehr vorhanden war.

M u s c i f e r a   a u f   B r y o n i a. Nachdem sich die abstofsende Wirkung der dunklen Teile der Ophrysblüten ergeben hatte, habe ich jene Arten dieser Gattung, bei denen die Farbengegensätze in noch höherem Mafse bestehen als in den grün und braunen resp. schwarzroten Aranifera- und Musciferablüten, nämlich die aus Hell- bis Weifsrot und Braun oder Schwarzrot zusammengesetzten Blüten von Apifera, Fuciflora oder Bertolonii nachzuahmen gesucht, indem ich die der grünen Aufsenblätter beraubten Musciferablüten auf die weifsen männlichen Blüten der Bryonia dioeca setzte. Die Muscifera wurde derart befestigt, dafs das Labellum eines der fünf Bryoniablütenblätter völlig deckte und das Gynostemium gerade die Staubgefäfse berührte. Der

Zugang zum Nektar blieb so von vier Seiten her frei, und das Ganze machte etwa den Eindruck einer Apiferablüte. Jeder Uneingeweihte hätte aufserdem auch bei geringer Entfernung angenommen, dafs grofse dunkele Insekten auf den Blüten säfsen.

Die einen nach Südost gerichteten Schattenzaun bekleidende Pflanze stand in reicher Blüte und wurde von Honigbienen und etwa vier verschiedenen Hummeln (Arbeiter) in grofser Zahl besucht.

Sämtliche anfliegende Tiere schwenkten vor den in der angegebenen Weise besteckten Blüten zurück. Die Beobachtungszeit betrug im ganzen anderthalb Stunden, die Zahl der beobachteten Fälle 17 (8 Bienen, 9 Hummeln), eine widersprechende Beobachtung wurde nicht gemacht. Die ankriechenden Insekten verhielten sich wie in den früheren Versuchen.

Eine Gegenprobe wurde wie bei Rhaponticum mit den grünen Teilen der Blüte gemacht. Dieser Blütenteil, die drei äufseren Perigonblätter enthaltend, wurde mit verdeckter Nadel so auf den Bryoniablüten angebracht, dafs die Vereinigungsstelle der Sepala die Staubfäden berührte, während diese selbst zwei Blütenblätter der Bryonia teilweise bedeckten. An dem einen Versuchstage setzten sich im Laufe einer Stunde 6 Hummeln und 3 Bienen normal auf diese Blüten nieder, ohne den sich schwach abhebenden Fremdkörper zu beachten. Mehrere andere Honigbienen vermieden jedoch die Blüten. Am folgenden Tage jedoch, bei besonders gutem Fluge wurden innerhalb einer halben Stunde andere, neu hergerichtete Blüten 16 Mal von anfliegenden Bienen anstandslos und normal besucht.

Einige dieser Versuche wurden in diesem Sommer (Juni 1904) mit Muscifera wiederholt und auch mit Aranifera ausgeführt und ergaben dieselben Resultate.

Von besonderer Bedeutung für die vorliegende Frage sind die Beobachtungen an Bryonia, weil aus ihnen hervorgeht, dafs eine einzelne, reichlich mit leicht zugänglichem Nektar versehene, sonst sehr stark besuchte Blüte völlig vermieden wird, wenn man ein Ophrys-Labellum auf ihr befestigt, ohne den Zugang zum Nektar und das von den Antheren gebildete gelbgrüne Centrum der Blüte zu verdecken. Es folgt daraus, wie auch aus den im vorigen Abschnitte mitgeteilten Beobachtungen, dafs es bestimmbare Bedingungen gibt, unter denen Blüten, selbst wenn sie Nektar führen, nicht besucht werden, und diese lassen sich so formulieren: dafs anfliegende Honigbienen und Hummeln alle solche Blüten vermeiden, welche von anderen Insekten (derselben oder

einer anderen Art) bereits besetzt sind oder besetzt erscheinen.

Nur mit Hilfe dieses ganz allgemeinen, aus der Reaktionsart der Tiere gewonnenen Satzes, nicht aber durch die Annahme einer spezifischen Mimicry liefse sich gemäfs der Brown'schen Idee das Ausbleiben jener Insekten auf den Ophrysblüten erklären. Wir würden damit zu folgender Deutung gelangen:

Die Blüten der Ophrys apifera werden von Honigbienen und Hummeln deshalb nicht beflogen, weil sie „den Anschein erwecken“, als ob hellrosafarbene Blüten von einem (hummelartigen) Insekte bereits besetzt seien.[1])

Die Blüten von O. aranifera und muscifera wirken auf jene Insekten wie kleine grüne Blüten, in denen sich ein gröfseres, spinnen- resp. schmetterlingsartiges Tier befindet, oder sie wirken wie von irgendwelchen Tieren besetzte, mit grünen Blättern versehene Stengel, also überhaupt nicht als „Blüten“.

Es läge also bei Ophrys eine Art Schutzmimicry der Blüten vor, welche zur Folge hätte, dafs „unberufene“ Besucher, d. h. solche, welche den Blüten nicht nützen, sondern nur schaden könnten, fern gehalten würden. Wir müfsten annehmen, dafs Honigbienen oder Hummeln, wenn sie beim Suchen nach Nektar oder Pollen auf diese Pflanzen treffen, sich nicht auf die Blüten niederlassen, weil sie sie bereits besetzt „glauben“ oder weil sie überhaupt nichts Blütenartiges an diesen Pflanzen sehen. Es würde daraus auch vielleicht eine Beobachtung verständlich, die Darwin anführt und von der er sagt, dafs er nicht erraten könne, was sie bedeute. Er zitiert einen Satz von Smith: „Mr. Price hat häufig Angriffe auf die Bienen-Orchis von einer Biene beobachtet, ähnlich denen der bärtigen Apis muscorum“ (1877 b., pag. 48). Da es bei Bienen gelegentlich vorkommt, dafs sie sich gegenseitig von den Blüten verjagen, so wäre es ja nicht völlig unmöglich, dafs jene Tiere das Labellum der Apifera für Artgenossen ansahen, welche ihnen den Zugang zu den Blüten versperrten, oder es handelte sich um männliche Tiere, welche nach den Weibchen fahndeten und die Labellen für Weibchen „hielten“; wenigstens gibt es verschiedene Apidenmännchen, die in dieser agressiven Weise sich der Weibchen zu bemächtigen suchen.

1) Ähnlich würde sich O. Bertolonii mit seinen hellkarminfarbenen Sepala und muscifera-artigem Labellum verhalten.

Anders möchte ich den im ersten Abschnitte erwähnten Apiden-, besuch auf einer Apiferablüte erklären. Es scheint mir in diesem Falle nach der Art des Anfluges und des Benehmens wahrscheinlicher, dafs die Glanzflecke des Labellums, die bei heller Besonnung weit sichtbar sind und auf der photographischen Platte bei ganz geringer Abbildungsgröfse der Blüte (ca. 1 mm) sehr scharf zur Abhebung gelangen, das Insekt angelockt haben. Vielleicht ist auch die unter Umständen stark reflektierende Narbe die Veranlassung gewesen.

6. Die Blütenstetigkeit der Apiden als Einwand gegen die „Schutzmimicry" der Ophrysblüte.

Mehr als die theoretische Möglichkeit einer Schutzmimicry der Ophrysblüte gegen unberufene Gäste kann man aus den mitgeteilten Beobachtungen und Versuchen nicht entnehmen, und völlig fern liegt es mir einen Züchtungsprozefs zu postulieren, wo es sich ebensogut nur um einen accidentellen Erfolg morphologischer Besonderheiten handeln könnte. Was ich zu zeigen vermochte war nur, dafs der Brown'sche Gedanke, entsprechend formuliert, einer genaueren experimentellen Prüfung wert ist, und vielleicht ist es gelungen der Fragestellung eine brauchbare Form zu geben, eine Form, in der sie in allgemeinerem Sinne verwendbar wird, für andere Fälle einen Dienst leisten kann.

In diesem Abschnitte nun möchte ich mich noch mit einem Einwande gegen die Möglichkeit einer Blütenschutzmimicry beschäftigen, der auf Grund einer bestimmten Eigenart der in Betracht kommenden Insekten erhoben werden könnte.

Es gibt bekanntlich einige Bienenarten, die völlig oder fast vollkommen blütenstet sind, d. h. überhaupt nur eine oder wenigstens nur sehr wenige Pflanzenarten besuchen. Zu diesen gehört z. B. Andrena florea, welche nach Müller (1873, pag. 427) ausschliefslich auf Bryonia dioeca sammeln soll. Zwar nicht diese absolute, aber eine temporäre Blütenstetigkeit kommt nach den Angaben verschiedener Untersucher auch der Honigbiene und den Hummeln (Bombus) zu. Was darunter zu verstehen sei, will ich durch die Worte Darwins deutlich machen, welcher sagt: „Alle Arten von Bienen und gewisse andere Insekten besuchen gewöhnlich die Blüten einer und derselben Spezies so lange sie können, ehe sie zu einer anderen Spezies fliegen" (1877 a, pag. 400).[1]) Darwin gibt selbst

1) Wie Darwin angibt, war diese Erscheinung bezüglich der Honigbiene bereits dem Aristoteles bekannt.

verschiedene interessante Belege dafür. So beobachtete Bennet während mehrerer Stunden, dafs Honigbienen viele Pflanzen von Lamium album, purpureum und Nepeta glechoma besuchten und dafs jedes Exemplar nur auf einer dieser Arten sammelte; er vermochte diese Individuen auch an dem verschiedenfarbenen Pollen zu unterscheiden, der an ihrem Körper anhaftete (l. c. pag. 400). Ich beobachtete öfter ein Beet, auf dem Reseda odorata und Lobelia erinus nebeneinander und gemischt wuchsen, Stengel an Stengel und Blüte an Blüte; ich sah aber niemals eine Reseda-Biene auf Lobelia, niemals eine Lobelia-Biene auf Reseda gehen. Darwin selbst beobachtete Hummeln, die ausschliefslich Spiranthes autumnalis beflogen und zwischen diesen wachsende andere weifsblühende Pflanzen vermieden, ferner Honigbienen, die auf Calluna vulgaris sammelten und Erica tetralix zwar anflogen, aber dann sofort zu Calluna weitergingen, ferner solche, die Oenothera besuchten, ohne Eschscholtzia zu berücksichtigen.[1]) Über diesen Gegenstand sagt v. Buttel-Reepen, „dafs die einzelne Biene auf ihren Ausflügen fast niemals zweierlei Arten von Blumen besucht, sondern sich stets an eine Art hält, also doch wohl die Farbe genau beobachtet. Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man die Höschen der mit Pollen zurückkehrenden untersucht. Es wird sich dann stets einfarbiger Blütenstaub finden. Gemischtfarbigen fand ich erst einmal" (1900, pag. 50; vgl. auch Knuth l. c. Bd. I pag. 174 Anm. und pag. 197).

Um diese eigenartige Gewohnheit der Tiere genauer kennen zu lernen, machte ich einige einfache Versuche. Einige Meter von einem Beete der Gypsophila paniculata entfernt standen einige Exemplare der Asclepias syriaca. Beide Pflanzen blühten reichlich und waren von Honigbienen gut besucht, besonders die letztere. Ein Blütenstand der Gypsophila wurde so vor einige der am besten besuchten Dolden der Asclepias gesteckt, dafs die Tiere von der Anflugseite her nicht zu den Dolden gelangen konnten, ohne von den fremden (weifsen) Blüten aufgehalten zu werden: keine Biene machte den Versuch an Gypsophila zu saugen; sie krochen hindurch, direkt auf die (schmutzigrosafarbenen) Blüten der Asclepias zu. Ich nahm jetzt eine Dolde der letztgenannten und hielt sie nacheinander einer Anzahl von Tieren vor, die auf Gypsophila (zusammen mit Prosopis) sogen: mit Ausnahme einer einzigen, welche einen Augenblick auf der Dolde verweilte, aber, so viel ich sah, nicht sog, ging keine an die

1) Diese und andere Beispiele 1877a, Kap. 11: Gewohnheiten der Insekten in bezug auf Kreuzbefruchtung.

Asclepiasblüten; sobald sie mit dem Kopfe nahe daran kamen, flogen sie auf.

Paeonia arborea (weifsrosa) und Barbaraea vulgaris (gelb) waren beide, erstere als Pollen-, die andere als Nektarblüte, von Bienen gut besucht: nur ein ermattetes, lange in einer Paeoniablüte sitzendes Exemplar der Honigbiene ging wiederholt auf ein in die erstere gestecktes Blütenbüschel der Barbaraea. Von vier auf Paeonia sammelnden Bienen wurde je ein Höschen mikroskopisch untersucht; so weit es erkennbar war, führten sie nur oder wenigstens ganz vorwiegend Paeoniapollen.

Auf den sehr reich von Honigbienen besuchten Doldenrispen der Crataegus macracantha (Nektarpflanze) wurden Blütenstände von Polygonum bistorta (rosa), Berberis vulgaris (gelb) und Deutzia Lemoini (weifs und den Crataegusblüten ziemlich ähnlich) befestigt, welche am Versuchstage ebenfalls von Bienen gut besucht waren: keine Biene sog an den fremden Blüten; beim direkten Anfluge auf sie schwenkten sie in der Regel ab, beim Ankriechen an dieselben flogen sie meist nicht auf, sogen aber niemals an ihnen, unterschieden selbst aufs genaueste die Crataegus- und Deutziablüten, wenn sie sich zwischen beiden befanden. Einige Bienen flogen jedoch direkt auf die Deutzien, sogen aber nicht, sondern erhoben sich wieder und gingen auf die Unterlage (Crataegus).[1])

Doldenrispen von Crataegus macracantha an der Basis der Ähren des Polygonum bistorta befestigt, wurden von Honigbienen ignoriert resp. vermieden.

Ein grofser Strauch von Cotoneaster acutifolia mit kleinen grünlichen, sehr nektarreichen Blüten wurde äufserst stark von Honigbienen und kleinen Arbeitern von Bombus hypnorum besucht. Das rosablütige Symphytum asperrimum, eine gelblichweifse Spezies dieser Gattung und Crataegus macracantha wurden gleichzeitig gut besucht, die beiden ersten auch von Hummelarten; auf die Zweige des Cotoneaster gelegt, wurde keine von diesen Blüten beachtet, beim Anfluge vermieden. Cotoneasterblüten wurden ebenso wenig beachtet resp. vermieden, wenn sie auf Symphytum befestigt wurden; desgleichen Polygonum bistorta auf Symphytum (Apis und Bombusarbeiter).

In diesem Zusammenhange kann auch erwähnt werden, dafs ich einige Honigbienen die jungen Fruchtkelche des Lamium galeobdolon, auf deren Grund noch gewöhnlich ein Rest von Nektar vor-

1) Eine gröfsere Andrena-Art ging von Crataegus auf Deutzia über und umgekehrt (Mai 1904).

handen ist, ausbeuten sah. Sie flogen von Kelch zu Kelch, von Pflanze zu Pflanze, gingen aber niemals an die Blüten, vermieden sie sogar, obwohl ihnen der Nektar derselben zugänglich ist und sie und einige Hummeln zu den normalen Besuchern der Blüten gehören.

Wäre die Blütenstetigkeit der Honigbiene (und der Hummeln) derartig streng, wie es nach den mitgeteilten Beobachtungen der Fall zu sein scheint, so wäre die Aussicht, dafs diese Insekten auch auf Ophrys übergingen, sehr gering, da ihnen fast stets zahlreiche leicht zugängliche andere Blüten mit Nektar oder verwertbaren Pollen zur Verfügung stehen. Man könnte so das Ausbleiben dieser Tiere auf Ophrys aus der Blütenstetigkeit erklären.

Aber die Blütenstetigkeit ist nicht so ausgeprägt, dafs man diesen Einwand als zwingend gelten lassen müfste.

Schon Darwin gibt an, dafs Hummeln von der roten zu der weifsen Form des Dictamnus fraxinella übergehen; dasselbe sah er bei verschiedenfarbigen Varietäten von Delphinium consolida, Primula veris, Viola tricolor, Papaver; Bienen gingen auch auf verschiedene Spezies der letztgenannten Gattung. H. Müller sah, nach Darwin, Bienen von Ranunculus bulbosus auf arvensis (beide gelb), von Trifolium fragiferum (fleischrot) auf T. repens (weifslich), von blauen Hyazinthen auf blaue Veilchen gehen (Darwin 1877a, pag. 400). Herr Entomologe H. Friese teilte mir mit, dafs er Hummeln beobachtet habe, welche auf einer Wiese von Orchis auf Geum rivale überflogen, auf dem sie saugende, regelrechte Bestäuber sind.

Im hiesigen botanischen Garten sah ich Honigbienen und Hummeln (B. terrestris ♂ und hypnorum ♀ und ☿) häufig zwischen den nahe bei einander stehenden rot- und schwarzblühenden Stöcken der Althaea rosea übergehen, Hummeln auch von den letzteren zu Althaea officinalis und Anoda triloba und umgekehrt. Wurde eine rote Blüte zwischen die schwarzen (und umgekehrt) gesteckt, so machten die Tiere keinen Unterschied und sammelten auch auf der fremden Blüte wie auf den anderen. Ein Arbeiter von B. lapidarius ging von Anoda auf Leontodon autumnale, Honigbienen wechselten zwischen Rudbeckia laciniata und Actinomeris tetraptera DC., erstere mit mehr als doppelt so grofsen Blüten als die letztere, dunkel zitronengelben Strahlen und hohem grünem Scheibenkegel, die andere mit hell mattgelben Strahlen und ebenso gefärbter flacher Scheibe. Bombus hypnorum ♀ sah ich auf Echinacea angustifolia mit rosafarbenem Strahl und braunroter Scheibe saugen und

dann auf die daneben stehende Rudbeckia laciniata fliegen und hier ebenfalls saugen.

Da man häufig Honigbienen und Hummeln stark mit Pollen beladen findet („Höschen") auf Blüten, auf denen sie nur Nektar sammeln[1]), so geht schon daraus hervor, dafs sie sich nicht scheuen, von einer Pflanzenart auf die andere zu gehen, mag dieser Wechsel in der Regel auch nur dann stattfinden, wenn sie vom Pollen- zum Nektarsammeln übergehen und umgekehrt. Darnach wäre es sehr gut denkbar, dafs eine Hummel von einer Rosenart, deren Blüten sie sehr gern des Pollens wegen besuchen, auf Ophrys überflöge, um dort Nektar zu suchen. Ferner ist es wohl selbstverständlich, dafs diese Insekten, wenn sie in dem von ihnen beflogenen Bezirke auf einer Pflanzenart keinen Nektar mehr finden, eine andere aufsuchen, um ihn zu sammeln, um so eher, als die Hummelköniginnen mindestens einige Monate, die Honigbienen wohl vier bis fünf Wochen[2]) lang zum Sammeln ausfliegen.

Es machen sich aber auch sonst Abweichungen von der Regel der Blütenstetigkeit bemerkbar.

An einem sonnigen Nachmittage (24. Mai 1904) wurde ein üppig blühender Strauch der Deutzia Lemoini von zahlreichen, nektarsammelnden Honigbienen besucht. Auf diesem Strauche wurden drei Doldenrispen der schon erwähnten Crataegusart in gröfseren Abständen befestigt. Die Blüten beider Pflanzen sind in der Farbe völlig, in der Gröfse und Form einigermafsen übereinstimmend, im Geruche dagegen sehr verschieden; Deutzia ist schwach wohlriechend, Crataegus macracantha hat wie C. oxyacantha einen sehr unangenehmen Geruch (nach „Heringslake [Trimethylamin]", Knuth, l. c. pag. 386).

Zunächst sah ich ein ermattetes Exemplar von Apis von Deutzia auf Crataegus hinüberkriechen und hier saugen; dann sog es wieder auf der ersteren. Ein frisches, normal bewegliches Exemplar kam von Deutzia und sog auch aus zwei Crataegusblüten. Jetzt kam ein

1) Fünf Bienen von Crataegus macracantha, von denen je ein Höschen mikroskopisch untersucht wurde, hatten (so weit es sich entscheiden liefs) nur eine Sorte Pollen und zwar alle dieselbe, doch nicht von Crataegus. Zwei Arbeiter von Bombus hypnorum, auf Cotoneaster acutifolia saugend, hatten ebenfalls beide dieselbe und zwar eine Sorte von Pollen in den Höschen, doch keinen von Cotoneaster.

2) Die Honigbiene lebt im Sommer nach v. Buttel-Reepen (1900, pag. 60) 6—7 Wochen; davon bringt sie aber als „Brutamme" 14 Tage im Stocke zu (l. c. pag. 48 f.).



grofses Weibchen von Bombus terrestris, sog zuerst auf Deutzia, dann auf Crataegus, dann wieder auf der ersteren. — Zwei weitere auf die Crataegusdolden auffliegende Bienen sogen auf diesen in mehreren Blüten; die eine flog dann davon, die andere ging auf Deutzia über. — Ein anderes Exemplar kam von einer Deutziarispe, ging auf Crataegus und sog aus zahlreichen Blüten, indem sie die angrenzenden Deutziablüten vermied. Darauf flog sie suchend umher und ging an die zweite Crataegusdolde, hier wieder aus vielen Blüten saugend, darauf an eine Deutziarispe, flüchtig an zwei Blüten saugend. Nun flog sie wiederum suchend durch den Strauch, sämtliche Deutziarispen vermeidend, und fand die dritte Crataegusdolde, auf der sie wiederum einige Zeit verweilte, um aus mehreren Blüten zu saugen. Und hier flog sie dann endgültig fort. — Ein weiteres Exemplar der Honigbiene kam von Deutzia und flog auf Crataegus; nachdem es an einigen Blüten gesogen hatte, kroch es auf Deutzia zurück. — Ein anderes Exemplar kroch von Deutzia aus zögernd über Crataegus und ohne zu saugen wieder zu einer Deutziarispe hinüber. — Von der Mehrzahl der Bienen wurden die fremden Blüten jedoch wie in den früher mitgeteilten Versuchen deutlich vermieden.

In den Alpen beobachtete Müller mehrfach Hummeln, welche von einer Blüte zu der einer anderen Pflanze überflogen, um dort zu saugen. Bombus terrestris ♀ versuchte vergeblich Pedicularis verticillata anzubohren; nachdem sie einige Blüten versucht hatte, ging sie auf Trifolium nivale oder Lotus (1881, pag. 298). Mehrere Männchen von B. pratorum sogen abwechselnd auf Calamintha alpina und Thymus serpyllum (l. c. pag. 321); B. mastrucatus ♀ ging von Gentiana verna, die sie angebohrt hatte, zu Anthyllis (l. c. pag. 341).

Die Blütenstetigkeit der Honigbiene, weniger der Hummeln, ist zwar — günstige Verhältnisse im Stocke und in der Vegetation vorausgesetzt — verhältnismäfsig scharf ausgeprägt, aber nur eine temporäre, der Nektarproduktion (resp. Pollenproduktion) entsprechende. Es bleibt deshalb unerklärt, warum niemals Honigbienen und Hummeln Nahrung suchend an Ophrysblüten bemerkt worden sind, obwohl sie zahllose andere Blüten und Knospen daraufhin untersuchen.[1])

1) Die Findigkeit der Honigbiene ist aufserordentlich; ich sah sie in diesem Jahre (1904) zu Hunderten tagelang die zahllos am Boden und im Grase, selbst die auf der Strafse liegenden Blüten der Sophora japonica ausbeuten. Auch sonst nehmen sie oft abgefallene Blüten an.



7. Die Scheinnektarien bei Ophrys.

Betrachtet man eine Musciferablüte von vorn, so bemerkt man an der Basis des Labellums jederseits an der Stelle, wo der Rand der Narbenhöhle aufsteigt, einen etwa stecknadelkopfgrofsen, glänzend schwarzen Höcker. Hermann Müller (1878, pag. 335) hat diese beiden Gebilde als „Scheinnektarien" bezeichnet und nimmt an, dafs sie die vermutlichen Bestäuber der Blüte (Fliegen) anlocken, welche, durch den Glanz getäuscht, nach Nektar suchen und dabei an die Rostellen stofsend, die Übertragung der Pollinien vermitteln. Müller gibt auch an, dafs das Labellum der Muscifera in einer Mittellinie Nektartröpfchen absondere, und sah eine Fliege (Sarcophaga) auf dem Labellum. Ich habe ebenfalls Fliegenarten auf den Labellen und Stengeln der Pflanze herumkriechen sehen, habe jedoch eine Absonderung von Nektartropfen nie mit Sicherheit bemerkt.

Müllers Annahme, dafs die genannten Glanzhöckerchen Scheinnektarien seien, bestimmt Fliegen anzulocken, ist zwar hypothetisch, aber jedenfalls gründet sie sich auf eine bekannte Eigenschaft vieler Fliegenarten, feuchte Pünktchen und glänzende Stellen aufzusuchen und mit ihrem Rüssel eingehend zu betupfen. Ich sah z. B. während einer Exkursion am Rande eines Kiefernwaldes bei heifsem Wetter, dafs die glänzenden Quadrate eines mit Zeug übersponnenen Knopfes am Anzuge eines Herrn von kleinen Fliegen fortwährend belagert wurden. Dafs viele Fliegenarten die Schweifströpfchen der menschlichen Haut aufsaugen, ist eine sehr bekannte Erscheinung.

Man wird also jedenfalls sagen dürfen, dafs glänzende Stellen an einer Blüte Aussicht haben, von Fliegen besucht zu werden. Es kommt hinzu, dafs die Ophrysarten zum Teil Blütenfarben haben, welche den Farben der Fäulnisstoffe nachahmenden Stinkpflanzen sehr ähnlich sehen, und es ist eine naheliegende Annahme, dafs die Fäulnisgerüche, welche bei Ophrys fehlen, ersetzt werden durch die Scheinnektarien. Aufserdem finden sich bei einigen Arten, z. B. O. muscifera und Bertolonii ein bläulichweifser Fleck auf dem Labellum, der dazu beitragen soll, die Ähnlichkeit mit faulenden Stoffen zu erhöhen.

Da ich eigene Beobachtungen über die Bestäuber der Ophrysarten nicht hinzufügen kann, will ich diese Frage nicht weiter verfolgen, möchte aber unter der Voraussetzung, dafs Fliegen die Bestäuber sind und durch glänzende Flächen angelockt werden, noch einige Bemerkungen über die Scheinnektarien bei Aranifera, Muscifera und Bertolonii hinzufügen.

Das braune, graubraune oder olivenbraune zottige Labellum der Aranifera trägt an der Basis ein ähnlich gefärbtes, glattes und stark metallisch glänzendes Feld, das beiderseits der Mediane in zwei lange Zipfel ausläuft; in der Fig. 1 *A* erscheint es als eine U-förmige Figur. Der Glanz dieser Fläche ist weithin bemerkbar und auf Photographien zeigen Blüten in einer Bildgröfse von etwa 1 mm noch

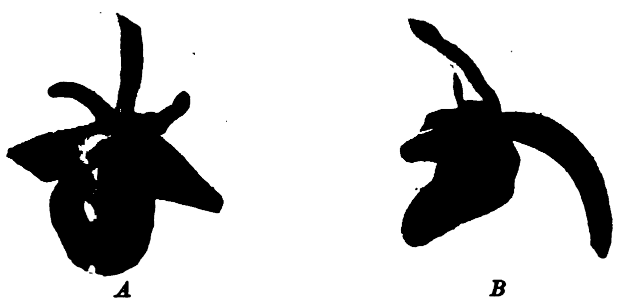


Fig. 1. Blüte der Ophrys aranifera, etwas vergröfsert. *A* von vorn und oben, *B* Seitenansicht.

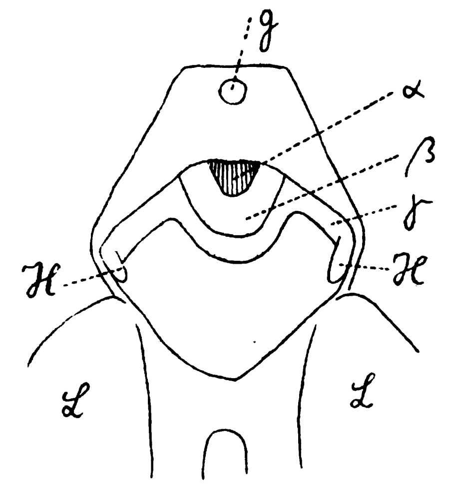


Fig. 2. Aranifera. Das Gynostemium in der Höhe der Labellumfläche horizontal weggeschnitten. *g* Gefäfsbündel, *α*—*γ* Glanzflächen, *H* Glanzhöcker, *L* Labellum.

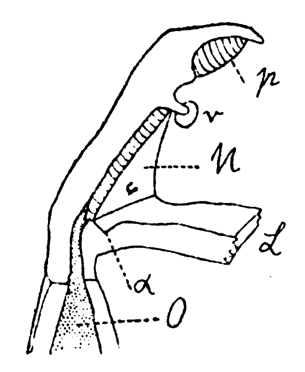
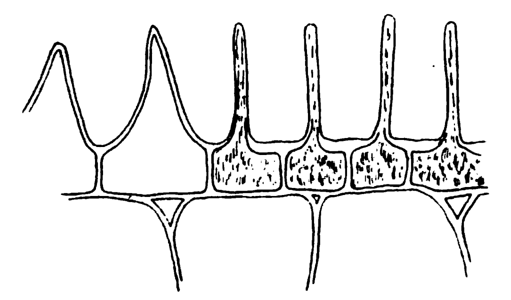


Fig. 3. Aranifera. Gynostemium, Labellumbasis und oberer Teil des Fruchtknotens im medianen Längsschnitt. *p* Pollinium, *r* Rostellum, *N* Narbe, *L* Labellum, *α* = Fig. 2 *α*, *O* Ovarium.

sehr scharf und deutlich diese Zeichnung. Die Figur 4 gibt einen Querschnitt durch diese Glanzfläche senkrecht zur Längsachse des Labellums; links stöfst die zöttig-papillöse Fläche an. Man erkennt auf solchen Schnitten, dafs der Glanz durch eine stark entwickelte Cuticula erzeugt wird. Die Zellen sind mit Farbstoff erfüllt und

setzen sich in ein dünnwandiges gerades Haar fort. Die gelbliche Cuticula umfafst etwa ein Drittel der Aufsenmembran. Aufser den soeben beschriebenen Glanzflächen finden sich noch andere vor der Narbe. Zwei kleine, nicht sehr auffallende Glanzhöckerchen stehen wie bei Muscifera rechts und links am Narbeneingange (Fig. 2 *H*). Schneidet man das Gynostemium in der Höhe der Labellumoberseite fort, um den Boden der Narbenkappe sehen zu können, so zeigt sich mitten vor der Narbe eine kleine Vertiefung (Fig. 2 und 3 α). Dieses flache Grübchen ist grün, mit braunen Punkten besetzt und glänzend, die Zellen sind papillös. Davor liegt eine ebenfalls glänzende und papillöse, aber rein grüne Zone (Fig. 2 β), und vor dieser wiederum eine solche, aber braune Zone (Fig. 2 γ), welche seitlich bis zu den Glanzhöckern herumläuft.



Fi. 4. Aranifera. Querschnitt durch die Glanzfläche des Labellums, mit dünnen, zartwandigen Haaren besetzt. Links stöfst die zottige Fläche an.

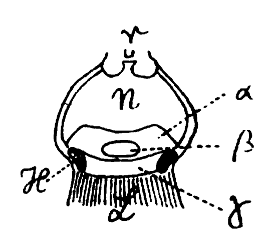


Fig. 5. O. Bertolonii. Bezeichnungen wie vorher.

Bei **Muscifera** wird der grofse weifslichblaue Labellumfleck von denselben Zellen gebildet wie bei Aranifera die Glanzfläche des Labellums (Fig. 4). Auch bei Muscifera ist der Boden der Narbenhöhle, der von der Basis des Labellums gebildet wird, glänzend und schwach papillös. Die Müller'schen Scheinnektarien bestehen aus sehr schwach papillösen Zellen, deren Glanz durch eine glatte Cuticularschicht hervorgerufen wird.

Das Labellum der O. **Bertolonii** hat eine ähnliche Färbung wie das von Muscifera und ebenfalls zwei dunkle Augenflecke (Fig. 5). Beide sind verbunden durch einen glänzenden Streifen (γ). Die Fläche zwischen dem Rande der dunklen Labellumfärbung und der Narbe (α) ist ebenfalls glänzend und von dunkelroten und weifslichen Papillen besetzt. Inmitten dieser Zone liegt ein querovaler Fleck (β) von weifsgrüner Farbe, gleichfalls glänzend und papillös.

Wenn es sich bei den beschriebenen Glanzflächen in der Tat um Scheinnektarien handeln sollte, so würde das Vorhandensein derselben am Boden der Narbenhöhle die Fliegen veranlassen, ihren Kopf dem Rostellum sehr zu nähern und die Möglichkeit einer Ankittung von Pollinien erleichtern.

Ob die für die Gattung Ophrys charakteristische Trennung der Pollinienfüfse und die Ausbildung eines „doppelten Rostellums" in Zusammenhang steht mit der seitlichen Lage der Scheinnektarien beiderseits am Eingange in die Narbenhöhlung, läfst sich ohne die Kenntnis der Bestäuber und ihres Benehmens auf der Blüte nicht feststellen. Da aber für den Fall, dafs Fliegen die Bestäuber sind, bei der Auslösung und dem Transporte der Pollinien dem Zufall viel Raum gegeben wäre, so wäre es nicht ohne Nutzen, dafs die Pollinien einzeln angekittet werden können. Dafür wäre die seitliche Lage der Scheinnektarien nicht bedeutungslos.

8. Über die Bedeutung der „Mohrenblüten" bei Daucus carota.

An den weifslichen Dolden der gewöhnlichen wilden Möhre (Daucus carota) findet man häufig die Centralblüte des Mitteldöldchens oder mehrere, seltener alle Blüten derselben dunkelpurpurn bis schwarzrot gefärbt. Man hat diese durch ihre dunkele Färbung auffallenden Blüten „Mohrenblüten" genannt. Sie unterscheiden sich jedoch nicht allein in dieser Eigenschaft von den übrigen Blüten der Dolde, sondern aufserdem dadurch, dafs ihre Blütenblätter etwas dicker sind und dafs sie viel länger frisch bleiben als die übrigen Blüten, ja oft noch vorhanden sind, wenn die Dolde bereits Früchte gebildet hat.[1]) Nach Kronfeld (l. c.) sind die Mohrenblüten fruchtbar und wahrscheinlich kleistogam.

Über die Bedeutung dieser Gebilde sind zwei ganz abweichende Ansichten ausgesprochen worden; Kronfeld (l. c.) nimmt z. B. an, dafs die Mohrenblüten „vererbte Gallenbildungen" seien, andere halten sie für eine Anpassung. In diesem letzteren Sinne äufsert sich Hansgirg (1893 pag. 262 f. und 1903 pag. 274 f.), welcher meint, dafs die dunkle Farbe Aasfliegen herbeilocke, welche zu ihrer Bestäubung Veranlassung gäben. Hansgirg spricht auch von einem „widerlichen" Geruche der Mohrenblüten, wovon aber in unseren Gegenden nichts zu bemerken ist. Er gibt ferner an, „dafs in Böhmen

1) Im Gefäfsbündelverlauf und im Gehalte an Zucker (Stärke fehlt) unterscheiden sich die weifsen und roten Blütenblätter nicht.

die blutroten Blüten von Daucus carota meist von Aasfliegen und anderen Dipteren, dann von Ameisen und anderen Hymenopteren und von verschiedenen, Fäulnisstoffe (faulendes Fleisch) liebenden Insekten besucht werden, welche die Befruchtung dieser Blüten vermitteln" (1903, pag. 275).

In der Schweiz hat Herr Professor Stahl vor einigen Jahren die Beobachtung gemacht, dafs Alpenziegen, denen abwechselnd rein weifse Dolden, aus denen die Mohrenblüte entfernt worden war, und mit Mohrenblüte versehene Möhrendolden vorgehalten worden, die ersteren aus der Hand frafsen, die anderen aber häufig verschmähten. Die Versuche wurden hier in Jena mit Stallziegen, einem gefangen gehaltenen Hirsch und Rehbocke wiederholt, aber ohne Erfolg; die Pflanzen wurden ohne weiteres gefressen.

Die lange, oft bis zur Fruchtbildung anhaltende Frische der Mohrenblüten und ihre die Fläche der etwas konkaven Dolde häufig ein wenig überragende Stellung liefs die Vermutung aufkommen, dafs die Mohrenblüten die gern gefressene Pflanze „durch Nachahmung eines stechenden Insektes" vor den Angriffen der gröfseren Pflanzenfresser (Weidetiere) schützten. Leider fand sich kein geeignetes Tiermaterial, um diese Frage weiter zu verfolgen. Vielleicht aber bietet sich einem Leser die Gelegenheit, mit den an das Freileben gewöhnten und auf ihre gesunden Sinne angewiesenen Rindern und Ziegen der Alpen die Versuche zu wiederholen. Es sei daran erinnert, dafs eine Antilope aus Celebes, die im zoologischen Garten zu Batavia gehalten wurde, sich zum Angriffe wandte, wenn man ihr die schlangenartig gezeichneten Blattstiele des Amorphophallus variabilis vorhielt (Stahl, l. c. pag. 145 f.).

Über die Häufigkeit der Mohrenblüten tragenden Dolden sei nach den Göfsnitz'schen Zählungen das Folgende angegeben.

Juli 1903:

1.	Unter	568	Dolden	299	mit	Mohrenblüte,	53 %
2.	„	1432	„	495	„	„	34 %

Juli 1904:

1.	Unter	171	Dolden	56	mit	Mohrenblüte,	33 %
2.	„	1028	„	240	„	„	23 %
3.	„	452	„	207	„	„	46 %
4.	„	1045	„	288	„	„	27 %

Jena, Botanisches Institut, Nov. 1904.

Literatur.

Andreae, E., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Inaug.-Diss. Jena 1903.

Brown, R., On the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. Trans. of the Linn. Soc. of London Vol. XVI. 1833.

Buttel-Reepen, H. v. (1900), Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. Leipzig 1900 (Biolog. Centralbl. 20, 1900).

— (1903): Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen. Leipzig.

Darwin (1877a), Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Übersetzt von Carus, Stuttgart.

— (1877b), Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übersetzt von Carus, Stuttgart.

Focke, W. O., Die Pflanzenmischlinge. Berlin 1881.

Forel, A., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1901.

Giltay, E., Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. I. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 40. 1904.

Hildebrand, F. (1863), Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollen. Bot. Ztg. 21.

— (1865), Bastardierungsversuche an Orchideen. Bot. Ztg. 23.

— (1902), Über Ähnlichkeiten im Pflanzenreich. Eine morphologisch-biologische Betrachtung. Leipzig.

Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898.

Kronfeld, Über Anthokyanblüten von Daucus carota. Bot. Centralbl. 49, 1892. (Dasselbe Bot. Jahresber. 1892, I.)

Lubbock, J., Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Leipzig 1883 (Intern. wiss. Bibl.).

Müller, H. (1873), Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig.

— (1878), Die Insekten als unbewufste Blumenzüchter. Kosmos II Bd. 3.

— (1881), Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. Leipzig.

Schulze, Max, Die Orchideen Deutschlands, Deutsch-Österreichs und der Schweiz. Gera-Untermhaus 1894.

Stahl, E., Über bunte Laubblätter. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg Vol. XIII, 2. Leiden 1896.

Strasburger, E., Über fremdartige Bestäubung. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 17, 1886.

Uber die Giftwirkung von Fluornatrium auf Pfanzen.

Von **Oscar Loew.**

Obwohl verschiedene Untersuchungen über die Giftwirkung von Fluornatrium auf Wirbeltiere,[1]) sowie Beobachtungen an Pflanzen vorliegen, fehlt es noch an einer genügenden Erklärung sämtlicher Wirkungserscheinungen. Dafs die physiologischen wie die pathologischen Wirkungen einer Substanz aufs engste mit den chemischen Qualitäten zusammenhängen, darf wohl als feststehend angenommen werden. Durch welche chemischen Qualitäten unterscheidet sich nun Fluornatrium von dem so unschädlichen, ja vielen Organismen absolut nötigen Chlornatrium? Hier ergeben sich zunächst zwei sehr auffällige Unterschiede. Erstens fällt Fluornatrium aus Calciumverbindungen das Calcium als Fluorcalcium aus, welches in Wasser sehr schwer löslich ist, nämlich im Verhältnis von 1 : 26545, während Chlorcalcium bekanntlich so leicht löslich ist, dafs es an feuchter Luft zerfliefst. Zweitens verhält sich Fluornatrium wie eine ungesättigte Verbindung und liefert manche Doppelverbindungen, für welche es keine analogen Chlorverbindungen gibt, wie Fluornatrium-Fluorwasserstoff, Kieselfluornatrium, Borfluornatrium. In beiden Beziehungen verhalten sich auch Bromide und Jodide wie die Chloride; die toxischen Wirkungen der Jodide beruhen auf ganz anderen Ursachen als die der Fluoride.

Es darf also wohl gefolgert werden, dafs ein Teil der Giftwirkung des Fluornatriums auf der Kalkentziehung beruht und dafs in dieser Beziehung eine Analogie zur toxischen Wirkung neutraler Oxalate bestehen wird,[2]) ferner dafs ein zweiter Anteil der Wirkung dem quasi ungesättigten Charakter zuzuschreiben sein wird, infolge dessen es sich an andere Substanzen fester als Chloride an-

---

1) H. Schulz, Arch. exp. Path. u. Pharmak. **25**, 326; ferner H. Tappeiner, ibid. **25** pag. 203 und **27** pag. 108.

2) Vergleicht man die vorhandenen pharmakologischen Angaben, so ergibt sich, dafs bei den Wirbeltieren zunächst durch beide Salze ein auffallendes Sinken des Blutdruckes bewirkt wird, auf der Lähmung des Gefäfsnervencentrums beruhend, und dafs dann das ganze centrale Nervensystem gelähmt wird. Auch fibrilläre Muskelzuckungen werden in beiden Fällen, beim Fluornatrium sowohl wie bei Kaliumoxalat, beobachtet. Der Umstand, dafs manche Alkaloide dieselbe Wirkung äufsern können, nimmt der Übereinstimmung bei beiden kalkentziehenden Salzen nichts an Interesse.

lagern kann. So liefert Fluornatrium oder Fluorammonium Trübung und Gerinnsel mit Hefepreſssaft,[1]) und wenn man Fluornatrium (0,3 %) zu frisch gelassenem Blut setzt, so wird nicht nur die charakteristische Blutgerinnung verhindert,[2]) sondern es setzt sich über der Blutkörperchenschichte im Serum ein Niederschlag ab. Es kann sich also Fluornatrium auch mit gewissen, ohne Zweifel proteinartigen Substanzen fest verbinden. Findet ein solcher Vorgang im lebenden Protoplasma statt, so folgt, ähnlich wie bei Alkaloiden, eine Störung, die zum Tode führt. Möglicherweise verbinden sich die aktiven, labilen Eiweifskörper noch leichter als die gewöhnlichen, passiven, mit Fluornatrium. Ovalbumin gibt mit Fluornatrium keinen Niederschlag.

Verhalten von niederen Pilzen zu Fluornatrium.

Da niedere Pilze des Kalks nicht bedürfen, so war vorauszusehen, dafs Fluornatrium hier eine schwächere Giftwirkung ausüben würde, als auf höhere kalkbedürftige Organismen, denn für letztere zeigt sich auch das kalkfällende Kaliumoxalat giftig, für erstere aber nicht. Fluornatrium hemmt zwar bei 0,1 % das Wachstum von Hefe und mancher Bakterien, aber wie ich bei B. pyocyaneus, B. mycoides, B. subtilis und B. prodigiosus beobachtete, wird das Wachstum in Bouillon selbst bei Zusatz von 1 % nicht völlig aufgehoben. Ein Zusatz von 2 % tötet verschiedene Bakterien aber innerhalb 6 Tagen (Tappeiner). Die Beobachtung von Arthus und Huber[3]), dafs eine 1proz. Lösung von NaFl auf alle Zellen tödlich wirke, bedarf daher einer Einschränkung[4]).

Auf Mycelpilze wirkt Fluornatrium schädlicher als auf Bakterien, denn bei 0,1 % in Bouillon ist nur eine sehr kümmerliche Vegetation möglich, während andererseits bei 0,005 % eine stimulierende Wirkung eintritt (Ono).

Verhalten von Phanerogamen gegen Fluornatrium.

Auf die Keimfähigkeit der Samen wirkt eine 0,1 bis 0,05proz. Lösung von Fluornatrium in 1—2 Tagen schädigend ein, wenn die

1) E. Buchner, Zymasegährung. Die Zymasewirkung wird durch Zusatz von 1,1—2,2 % Fluorammonium vernichtet; die Zymase ist also gegen Fluoride weit empfindlicher als die meisten anderen Enzyme, was auch im Verhalten gegen Dicyan zutrifft.

2) Toyonaga, Bulletin, College of Agriculture, Tokyo, Bd. VI, No. 4.

3) Arch. de Physiol. 24, 651; Jahresb. f. Tierchem. 23, 640.

4) Die Fäulnisbakterien scheinen vom Fluornatrium mehr beeinflufst zu werden als andere, indessen wird bei 0,1 % in Pepton-Bouillon ihre Entwicklung nicht verhindert; unter Umständen werden aber die Fäulnisvorgänge verlangsamt.

Samenschale nicht zu dick ist. Schon bei 0,01 % ist das fernere Wachstum von Erbsenkeimpflanzen fast ganz aufgehoben, während es zu 0,0001 bis 0,001 % zu voller Nährlösung zugesetzt, stimulirend auf das Wachstum junger Pflanzen wirkt[1]). Man sollte hier voraussetzen, dafs die geringe Menge Fluornatrium durch den Kalkgehalt der Nährlösung vollständig in das so schwerlösliche Fluorcalcium umgewandelt worden wäre, und dafs diese Verbindung, vielleicht in erhöhtem Mafse durch die Nährsalze löslich geworden, es ist, welche die stimulierende Wirkung hervorgebracht hat.

Was im Boden stehende Pflanzen betrifft, so werden sie dann selbst durch relativ grofse Dosen Fluornatrium nicht getötet, wenn der Boden solche Kalksalze enthält, die sich rasch mit Fluornatrium umsetzen können, widrigenfalls kann eine Wurzelschädigung eintreten, bevor die Fluorcalciumbildung erfolgt ist. Dafs Fluorcalcium sogar in dem feinverteilten Zustande, in dem es durch Fällung von Chlorcalcium durch Fluornatrium erhalten wird[2]), den Pflanzen nicht im geringsten schadet, haben mir Versuche mit jungen Zwiebelpflanzen gezeigt, welche wochenlang gesund blieben, als sie in eine konzentrierte Suspension von wohl ausgewaschenem Fluorcalcium gesetzt wurden.

Eine in einem kalkreichen Boden stehende ausgewachsene Flachspflanze zeigte selbst nach vier Wochen keine Schädigung, als zu ihrem Topf, der $1^1/_2$ Kilo Boden enthielt, 1 g Fluornatrium in sehr verdünnter Lösung gesetzt wurde. Von dem Kalkgehalt der Wurzeln hängt es ferner ab, wie rasch eine Pflanze getötet wird, wenn sie aus dem Boden in eine 0,1proz. Lösung von Fluornatrium versetzt wird. Eine 60 cm hohe Buchweizenpflanze war unter solchen Umständen noch nach 8 Tagen im oberen Teil gesund, nur die unteren Blätter waren abgestorben.

Verhalten von Algen gegen Fluornatrium.

Da die höherstehenden Algen kalkbedürftig sind, die niederstehenden aber nicht,[3]) und sich in Übereinstimmung damit neutrales Kaliumoxalat gegen jene als Gift erweist, gegen diese aber nicht,

1) Aso, Bulletin, College of Agrikulture, Tokyo, V, No. 2 und Kanda Journ. College of Science, Tokyo, 19 (1903).

2) Es gleicht so erhalten dem Stärkekleister.

3) Molisch hat im Jahre 1895 gezeigt, dafs Ulothrix, Microthamnion Stichococcus und Protococcus des Kalks nicht bedürfen; um dieselbe Zeit beobachtete ich das auch bei einer Palmella.

war es von Interesse die höheren und niederen Formen in ihrem Verhalten auch zum kalkfällenden Fluornatrium zu vergleichen.

Wenn Fäden von Spirogyra communis in eine 1proz. Lösung von Fluornatrium gebracht werden, ziehen die Chlorophyllschrauben schon nach 15 Minuten ihre Lappen ein und der Kern kontrahiert sich. Einige Fäden von Spirogyra nitida wurden in je 50 ccm Lösung von 1proz. Fluornatrium und 1proz. neutralem Oxalat eingelegt. Nach einer Stunde bot sich in beiden Fällen genau das gleiche Bild dar: der Zellkern war in allen Zellen aufserordentlich stark kontrahiert und die lappigen Konturen der Chlorophyllbänder eingezogen; bald darauf erfolgte auch der Verlust der Schraubenlage der letzteren unter Verquellung. Das Cytoplasma verlor den Turgor im Oxalat nach $2^1/_2$ Stunden, im Fluorid etwas später.

Mesocarpus und Diatomeen verhalten sich der Spirogyra ähnlich. Eine 1proz. Lösung von Fluornatrium tötet Diatomeen fast momentan; eine 0,01proz. Lösung tötet sie in zwei Tagen.

Ulothrix verhielt sich dagegen anders. In einer 1proz. Lösung von Fluornatrium war sie nach einer Stunde noch am Leben, Palmella selbst nach zwei Stunden. Als diese Organismen nach einer resp. zwei Stunden in kalkfreie sterilisierte Nährlösung[1]) übertragen wurden, ergab sich nach 10 Tagen eine beträchtliche Entwicklung. Zusatz von 0,5 % Dikaliumoxalat hinderte diese Entwicklung nicht, wohl abér von ebensoviel Fluornatrium. Dieses hemmt also wichtige Lebensfunktionen auch bei diesen Organismen, ohne dieselben aber sofort zu töten.

Die gleichen Beobachtungen wurden an Scenedesmus quadricauda[2]) gemacht; auch dieser Organismus gedeiht in kalkfreier Lösung und wird durch 0,5proz. Lösungen von Dikaliumoxalat und Fluornatrium nicht getötet, selbst nicht in vier Tagen. — Auch Oscillaria scheint zu jener Gruppe der niederen Algen zu gehören, welche Kalk nicht benötigen. Als dem Kulturwasser 0,5proz. neutrales Kaliumoxalat zugesetzt wurde, konnten ihre Oscillationen selbst nach 20 Stunden noch beobachtet werden; später allerdings starben die Fäden ab, da sie gegen ungewohnte Einflüsse überhaupt sehr empfindlich sind, was das Arbeiten mit diesen Organismen erschwert. In einer 0,5proz.

---

1) Diese Nährlösung enthielt je 0,1 pro mille Kaliumnitrat, Dikaliumphosphat, Magnesiumsulfat, Ammoniumsulfat und Spuren Ferriphosphat.

2) Die Familie der Pleurococcaceae besitzt bekanntlich lediglich Vermehrung durch Teilung. Diese Organismen vermehren sich weder durch Sporenbildung, noch in geschlechtlicher Weise.



Lösung von Fluornatrium stellten die Fäden zwar schon nach einer Stunde ihre Bewegungen ein, die Zellen hatten aber selbst nach mehreren Stunden noch das ursprüngliche Aussehen, der Inhalt war nicht kontrahiert.

Ich habe früher darauf hingewiesen, dafs der Kern zuerst von Kaliumoxalat angegriffen wird, und habe daraus auf einen Kalkgehalt des Kerns geschlossen, weil Oxalate gar keine andere charakteristische Eigenschaft besitzen, welche sie vor anderen verwandten, aber ungiftigen Salzen auszeichnen würden. Nun sehen wir, dafs da, wo das Kaliumoxalat den Kern angreift, auch das Fluornatrium, welches lediglich die Kalkfällung als charakteristisches Merkmal mit dem Oxalat gemeinsam hat, sich ebenso verhält. Sollte denn das nicht andeuten, dafs meine Erklärung die richtige ist?

Auch die Giftwirkung, welche Magnesiumsalze in Abwesenheit von gelösten Kalksalzen auf die kalkbedürftigen Pflanzen ausüben, läfst sich von meinem Standpunkt aus am einfachsten erklären, wie ich früher erörtert habe. Allerdings stofsen wir hier auf verschiedene Grade der Empfindlichkeit, was auf eine verschieden feste Bindung des Kalks im Kerne verschiedener Familien deutet. So sind Diatomeen (auch Amoeben) gegen einen beträchtlichen Überschufs von Magnesia über Kalk weniger empfindlich als Spirogyren.

Verhalten von Flagellaten.

Bei den Flagellaten, welche von Bütschli und von Klein zu den Protozoen gestellt werden, stehen die extremen Glieder, nach Overton, weiter von einander ab als von gewissen Repräsentanten benachbarter Gruppen. Während bei Volvox aureus nach Klein ein dreifach verschiedener Generationswechsel, ferner geschlechtliche sowohl als ungeschlechtliche Fortpflanzung vorhanden ist, besitzen die niedersten Formen der Flagellaten nur die einfache Teilung als Fortpflanzungsmodus[1]). Da bei den Algen teils mit der höheren Entwicklung der Gestaltung, teils mit der geschlechtlichen Differenzierung das Bedürfnis für Kalk als Nährstoff sich einstellt, ergab sich auch für das Kalkbedürfnis der Flagellaten ein gewisses Interesse.

Nun hatte ich schon vor Jahren gelegentlich beobachtet, dafs die so tief stehenden Monadinen selbst nach zwei Tagen in einer 0,5proz. Lösung neutralen Kaliumoxalats lebendig bleiben, während Euglena viridis nach 40 Minuten abgestorben war, als zu ihrem

1) Die merkwürdige Palmellacee Physocytium confervicola bildet ein Zwischenglied zwischen Volvocineen und Palmellaceen.

Kulturwasser 0,5 % jenes Oxalats gesetzt wurde. Sie führte dabei stetig langsame Kontraktionen aus, ehe sie zu einer kleinen starren Kugel schrumpfte. Da die spezifische Wirkung der Oxalate in der Kalkfällung besteht, so kann wohl gefolgert werden, dafs Euglena, welche in bezug auf ihre tierartigen Bewegungen wohl zu den höchsten Flagellaten gezählt werden kann, kalkbedürftig ist, die so tief stehende Monas aber nicht. Auch gegen Fluornatrium ist Euglena sehr empfindlich; in einer 0,5proz. Lösung dieses Salzes stirbt sie nach mehreren Kontraktionen in 10—12 Minuten ab.

Merkwürdig ist das Verhalten einer ziemlich tiefstehenden chlorophyllführenden Flagellate, welche in Tier- und Palmellaform vorkommt, nämlich einer Art von Gonium, welche auf Gonium sociale bis auf die Geiselzahl, 1 statt 2, stimmt[1]). Zwei Ösen einer Aufschwemmung der Reinkultur wurden in je 5 ccm einer 1proz. Lösung von neutralem Kaliumoxalat und in eine von 0,5 % Fluornatrium übertragen. Nach 20 Stunden zeigte sich ein grüner Ring an der Oberfläche der in einer Proberöhre befindlichen Oxalatlösung, beim Fluornatrium aber nicht, sondern nur ein grüner Bodensatz. Nun wurde von dem Belag resp. Bodensatz in je 10 ccm kalkfreie Nährlösung, die sich in paraffinierten Proberöhren befand, übertragen. Nach fünf Tagen war ein grüner Ring an der Oberfläche in beiden Fällen vorhanden. Bei der mikroskopischen Untersuchung ergab sich jedoch, dafs das Palmellastadium fast ausschliefslich vorhanden war. In diesem Stadium fand sogar Vermehrung statt, als zur kalkfreien Nährlösung noch 0,5 % neutrales Kaliumoxalat gesetzt wurde; bei Fluornatriumzusatz fand jedoch eine Vermehrung nicht statt; dieses hemmte somit sehr wesentlich die Lebensfunktionen, ohne jedoch sofort als Gift tödlich zu wirken, wie dieses bei den höherstehenden Algen und Euglena der Fall ist.

Nun wurde dieses Gonium in eine kalkfreie Nährlösung mit grofsem Überschufs an schwefesaurer Magnesia übertragen, diese enthielt:

Magnesiumsulfat	1 %
Kaliumnitrat	0,01 %
Dikaliumphosphat	0,01 %
Ferriphosphat	Spur

1) Bei Gonium findet sich nur successive Zellteilung. Ich fand Massen dieser Flagellate in einem von toten Insekten faulig gewordenen Wasser schon fast in Reinkultur, von Bakterien abgesehen. Nun wurde davon in reine mineralische Nährlösung abgeimpft und so in einigen Proben Reinkultur beobachtet; in einigen zeigten sich jedoch Chytridien, welche in der fauligen Flüssigkeit schon vorhanden waren.

Nach drei Monaten war ein beträchtlicher grüner Ring an der Oberfläche vorhanden, der jedoch ausschliefslich aus der Palmellaform bestand[1]). Von diesen Zellen wurde nun wieder in volle kalkhaltige Nährlösung abgeimpft, eine sehr verdünnte und eine relativ konzentrierte, nämlich:

Calciumnitrat	0,02 %	0,5 %
Magnesiumsulfat . . .	0,02 %	0,3 %
Kaliumnitrat	0,03 %	0,03 %
Ammoniumsulfat . .	0,01 %	0,01 %
Dikaliumphosphat . .	0,01 %	0,01 %
Ferriphosphat	Spur	Spur

Nach drei Tagen war in beiden die Tierform des Gonium wieder entwickelt. In einer weiteren Lösung jedoch, welche auf 0,5 % Calciumnitrat nur 0,01 % Magnesiumsulfat enthielt — ein sehr ungünstiges Verhältnis — blieb die Entwicklung aus.

Es sei noch speziell bemerkt, dafs alle Operationen unter den bei bakteriologischen Arbeiten berücksichtigten Vorsichtsmafsregeln ausgeführt wurden. Die Nährlösungen wurden vor der Infektion gekocht, blieben mit Baumwollepropf verschlossen etc. Das destillierte Wasser war aus Glasgefäfsen destilliert worden.

Rückblick.

Die niederen Formen der Flagellaten, welche sich lediglich durch Zellteilung fortpflanzen, bedürfen ebenso wenig des Kalks, als die niederen Algen. Mit der fortschreitenden geschlechtlichen Differenzierung oder der höheren Entwicklung der Form tritt das Bedürfnis für Kalksalze ein. Nun ist aber im Zellkern das geschlechtliche Prinzip sowohl, wie die Vererbung der Form deponiert, was den Schlufs nahe legt, dafs es gerade der Zellkern ist, welcher bei der höheren Entwicklung von Form und Funktionen des Kalks bedarf, und dafs die Assimilation des Kalks durch den Zellkern eine höhere Differenzierung seiner Tektonik ermöglicht.[2])

Nun sehen wir aber, dafs die beiden kalkentziehenden Mittel: oxalsaures Kali und Fluornatrium, zwei sonst so verschiedene Salze, tatsächlich in erster Linie auf den Zellkern wirken und ihn in auf-

1) In einer zweiten Probe war viel wieder abgestorben. Die Untersuchung ergab, dafs trotz aller Vorsicht sich eine Chytridie eingestellt hatte, welche die Zellen des Goniums aussaugte.

2) Algen mit Oogamie und direkter Kopulation benötigen Kalk. Ob bei Ulothrix die Gametenkopulation ebenso in Abwesenheit des Kalkes eintreten kann, als die blofse vegetative Vermehrung, bleibt noch zu beobachten.

fallender Weise abtöten, während diejenigen Organismen, welche des Kalks nicht bedürfen, auch von neutralen Oxalaten nicht angegriffen und ferner gegen Fluornatrium weit weniger empfindlich sind als die höheren kalkbedürftigen Formen. Diese Tatsachen wären ganz unerklärlich, wenn man annehmen wollte, der Kalk sei lediglich zur Membranbildung oder zur Ermöglichung gewisser bis jetzt total unbekannter Stoffwechselvorgänge nötig. Membran und Stoffwechsel unterscheiden sich wohl kaum bei höheren und niederen Algen und Flagellaten; für den Kern aber ist es sicher, dafs seine Tektonik verschieden sein mufs.[1])

Wie erwähnt, ist für Fluornatrium eine zweifache Giftwirkung sehr wahrscheinlich; es wirkt in erster Linie kalkentziehend, in zweiter Linie alkaloidartig. Infolge dieser letzteren Eigenschaft übt es auch bei den kalkfreien und niedersten Organismen eine hemmende Wirkung aus, welche neutrale Oxalate auf diese nicht ausüben. Immerhin gestattet Fluornatrium selbst bei 1 % noch eine, wenn auch kümmerliche Entwicklung von manchen Bakterienarten und bei 0,1 % eine schwache Entwicklung von Schimmelpilzen.

Nachschrift.

Vor einiger Zeit erschien in der Botanischen Zeitung ein Artikel von W. Beneke, welcher Einwände erhebt gegen meine Ansicht über die physiologische Rolle des Kalks. Einige dieser Einwände sind aber bereits erledigt, die anderen leicht zu beseitigen, so dafs ich mich kurz fassen kann. Der Autor schreibt z. B.: „Der reichliche Calciumgehalt von Laubblättern ist zweifellos belanglos; denn dieser steht bekanntlich nicht mit der Chlorophyllmenge[2]) in Beziehung, sondern mit anderen Faktoren, z. B. der Transpiration (Kalkoxalat der Blätter).“ Dieser „Einwand“ ist auf der ersten Seite meiner ersten Abhandlung über die Kalkfrage bereits erledigt worden, siehe Flora 1892, S. 368.

Ferner wird darauf hingewiesen, dafs für die Vegetationspunkte trotz ihrer relativ grofsen Zellkerne ein höherer Kalkgehalt nicht nachgewiesen sei. Hier können aber selbstverständlich nur ausgewachsene Organe mit verschieden grofsen Zellkernen verglichen werden; denn rasch wachsende Teile brauchen zur Herstellung ihrer

1) Da aus mehreren Gründen anzunehmen ist, dafs die Bildung von Nucleoproteiden im Zellkern erfolgt, so dürfte sich erklären, dafs kalkhaltige Kerne auch kalkhaltige Chlorophyllkörper im Gefolge haben.

2) Wahrscheinlich wollte der Autor schreiben: „Menge der Chloroplasten“, denn mit dem Farbstoff an sich hat der Kalk jedenfalls keine direkten Beziehungen.

Nucleoproteide für Zellkern und Chlorophyllkörper relativ viel Magnesia und phosphorsaures Kali.

Ferner scheint aus einem Satze hervorzugehen, dafs der Autor Kaliumsulfat für ebenso giftig als Magnesiumsulfat hält. Da dieses irrtümlich ist, fällt der damit verknüpfte „Einwand". Ebensowenig hat er meine Erklärung für die Tatsache, dafs ein bestimmtes Verhältnis zwischen Kalk und Magnesia am günstigsten für die Pflanzen ist, durch den Hinweis beseitigt, dafs auch zwischen anderen Nährstoffen ein günstigstes Verhältnis für die Pflanzen existiere. Hier werden sich wohl auch Erklärungen geben lassen, diese werden aber ganz verschieden sein von der für das beste Verhältnis zwischen Kalk und Magnesia gegebenen.

Die Beobachtung ferner, dafs Pflanzen in Nährlösungen ohne Kalk und Magnesia manchmal ebenso rasch zugrunde gehen, als in Lösungen, in denen der Kalk allein fehlt, dafs also Magnesiumgegenwart den Tod infolge des Calciummangels nicht beschleunigte, kann nicht als ein ernstlicher Einwand gegen meine Auffassung betrachtet werden, denn die Pflanzen enthalten wohl in den meisten Fällen sowohl Calcium- als auch Magnesiumsalze gespeichert und zwar, je nach dem Boden, nicht in denselben Mengen. Eine kalkreichere und magnesiaärmere Pflanze wird der Giftwirkung der Magnesiasalze in kalkfreien Lösungen länger widerstehen als eine kalkärmere, aber magnesiareichere. — Wenn ferner Pflanzen in einer kalkfreien, aber sonst vollen Nährlösung eher absterben, als in Lösungen, welche nur die entsprechende Magnesiamenge enthalten, dafs also dort der Kalkmangel sich eher fühlbar macht als hier, so beruht dieses sehr wahrscheinlich darauf, dafs dort infolge der vorhandenen Ernährungsbedingungen der Reservekalk zur weiteren Entwicklung herangezogen wurde, so dafs die Giftwirkung der Magnesia, die sich ja nur bei Abwesenheit von Reservekalk äufsert, eher eintreten mufste als hier, wo bei dem Mangel an N, P_2O_5 und K_2O gar keine weitere Entwicklung möglich war.

In Dekokten von Pflanzen sind fast stets Kalk und Magnesia nachweisbar und diese wasserlöslichen Formen können wohl als Reserveformen aufgefafst werden.

Schliefslich scheint unser Autor sogar zu bezweifeln, dafs die Giftwirkung der Oxalate auf der kalkentziehenden Wirkung derselben beruht. Ich halte es für unnötig, darauf einzugehen, sondern will nur hinweisen, dafs man in pharmakologischen Kreisen nicht mehr daran zweifelt.

Auf weitere Angriffe werde ich blofs dann antworten, wenn dieselben wirklich neue Beobachtungen oder neue Ideen bringen.

Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Euphorbiaceen.

Von **Joseph Schweiger**.

Mit 33 Figuren im Text.

Die Euphorbiaceen zeigen bei der Entwicklung ihrer Samen eine ganze Reihe von Eigentümlichkeiten. Die Samenanlagen sind anatrop im Fruchtfach an der Placenta angeheftet, so dafs die Mikropyle etwas nach aufsen gewendet ist. Bezüglich der Integumente ist bekannt, dafs das äufsere sich vor dem inneren entwickelt. Dieses äufsere Integument weist an der Mikropyle eine bedeutende Verdickung auf, die bei den meisten Euphorbiaceen in charakteristischer Weise als sogenannte Caruncula ausgebildet ist.

Aufserdem sieht man oberhalb des Funiculus ein Zellgewebe, das keiner Art der Euphorbiaceen fehlt; es ist mehr oder weniger massig entwickelt und zeigt je nach den Gattungen besondere mehr oder weniger auffallende Verschiedenheiten.

Dieses Gebilde ward schon von Mirbel beobachtet und als „chapeau de tissu conducteur" bezeichnet, eine Nomenklatur, die Baillon als unpraktisch beanstandet; er schlug den Namen „obturateur" vor, ein Name, der jedoch auch nicht bei allen Euphorbiaceen zutreffend ist. Baillon hat in seiner Monographie der Euphorbiaceen[1]) das Ergebnis seiner eingehenden Untersuchungen über den Obturator usw. niedergelegt, aber vor allem sein Augenmerk nur auf die morphologische Seite der Eigentümlichkeiten der Samenentwicklung der Euphorbiaceen verwendet. Auf Mirbels Beobachtungen gründen sich auch die Untersuchungen Payers[2]); er hat bei Linum perenne den dort ebenfalls vorhandenen Obturator beschrieben und das Organ als capuchon bezeichnet.

Capus[3]) hat in seiner Abhandlung „über das Leitungsgewebe" bei Euphorbia myrsinitis den Obturator einer Untersuchung unterzogen; er schlägt den Namen „coussinet micropylaire" vor, der aber auch nicht das Richtige besagt.

Haben die obengenannten Forscher vor allem die Morphologie berücksichtigt, so finden wir bei Capus schon den Versuch gemacht,

1) Baillon, Étude générale du groupe des Euphorbiacees pag. 167.

2) Payer, Traité de l'organogenie pag. 522.

3) Capus, Anatomie du tissu conducteur. Annal des sc. nat. 6. sér. 7. 1878, pag. 243 ff.

auch die physiologische Seite in Betracht zu ziehen und auf die biologische Seite hinzuweisen.

Auch der Nucellus der Euphorbiaceen weist manche Eigentümlichkeiten auf. Auch diesbezüglich findet man bei Baillon[1]) in seiner Monographie eine ausführliche Beschreibung des Ergebnisses seiner Untersuchungen bei einer Reihe von Euphorbiaceen. Doch hat er auch hier sich auf das morphologische Moment beschränkt. Auch die Entwicklungsgeschichte ist nur wenig berücksichtigt. Es mufste daher bei den Untersuchungen auf die Entwicklungsgeschichte und Anatomie dieser Eigentümlichkeiten Rücksicht genommen werden. Darauf konnten erst die physiologischen und biologischen Schlüsse gezogen werden.

A. Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Obturator.

Macht man einen Achsenschnitt durch eine sehr junge weibliche Blüte von Euphorbia myrsinitis L., so sieht man wohl schon Nucellus und äufseres Integument entwickelt, vielleicht auch schon das Innere Integument angedeutet, aber noch keine Spur von einem Obturatorgewebe (Fig. 1). Erst etwas später zeigen sich die ersten Anfänge des Obturators; oberhalb des Funiculus erscheint an der Placenta eine kleine Anschwellung; sie ragt etwas ins Samenfach vor und stellt ein Polster von Zellen dar, die aus den verwachsenen Fruchtblatträndern entspringen. Diese Zellen haben einen reichlichen Plasmainhalt, dem ein grofser Kern eingelagert ist; die Zellwände sind sehr dünn. Die Zellen teilen sich ziemlich rasch und werden schliefslich zu einem ansehnlichen Zellkomplex. Der Ursprung des Obturators ist den beiden Fruchtblatträndern entsprechend kein einheitlicher; es läfst sich vielmehr eine rechte und eine linke Hälfte unterscheiden, die bei E. myrs. schon früh miteinander verschmelzen.

Es mufs besonders betont werden, dafs das Obturatorgewebe ein vom Funiculus unabhängiges Gewebe darstellt, indem beide unabhängig von einander an der Placenta entstehen. Immer entsteht das Obturatorgewebe zeitlich später als die Samenanlage. Ein Gefäfsbündel ist im Obturator niemals vorhanden. Auch bezüglich der Wachstumsrichtung beider Organe ist ein grofser Unterschied.

Der Funiculus streckt sich, erfährt eine scharfe Biegung nach unten und es wird die Samenanlage zu einer hängenden, so zwar,

1) Baillon a. a. O. pag. 167 ff.

dafs die Mikropyle später etwas nach aufsen gegen die Fruchtblattwandung geneigt ist, während in den ersten Anfängen des Wachstums die Achse des Nucellus ungefähr parallel zur Achse der Placenta gerichtet war.

Um die Zeit, wo das äufsere Integument etwa die Höhe der Nucellusspitze erreicht hat, finden sich die Obturatorzellen durch Querteilung beträchtlich vermehrt vor, es haben sich aber auch die äufseren Zellen des Obturators zum Teil schon beträchtlich gestreckt. Sie haben ihre bisherige Gestalt verloren und bilden mehr oder weniger lange haarförmige Gebilde oder Schläuche. Wie die anderen Obturatorzellen sind sie reichlich mit Plasma erfüllt und haben einen grofsen Kern und dünne Wandungen (Fig. 2). Schon auf dieser Entwicklungsstufe zeigt sich das Bestreben bei diesen schlauchförmigen Zellen,



Fig. 1. Euphorbia myrsinitis L. 1. Carpell, 2. Nucellus, 3. äufseres Integument, erst auf der Aufsenseite der Samenanlage angelegt, 4. Fruchtfach.

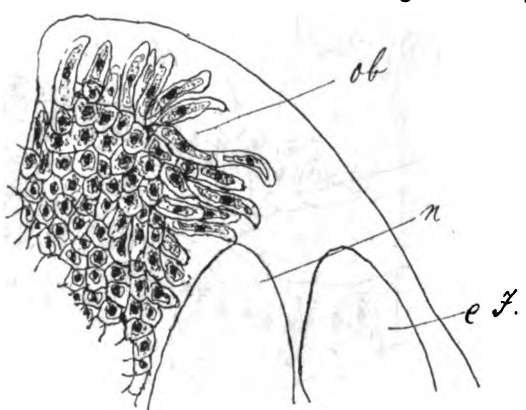


Fig. 2. Euph. myrsinitis L. Längsschnitt, oberer Teil mit oberem Obturator; die peripherischen Zellen sind schlauchförmig. *N* Nucellusspitze, *e* äufseres Integument.

den Nucellus zu erreichen. Schliefslich wird der Obturator in seinem Wachstum so gefördert, dafs er sich als ein sehr beträchtliches glockenförmiges Gebilde über den oberen Teil der Samenanlage herabsenkt.

War die Richtung des Wachstums des Obturators anfangs eine ungefähr senkrecht zur Achse der Placenta gerichtete, so wurde sie später eine schräg aufsteigende, zuletzt aber wieder nach abwärts strebende.

Völlig ausgebildet ist der Obturator zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit der Samenanlagen. Er hat dann ungefähr die Form einer Glocke, die über den oberen Teil der Samenanlage gestülpt ist. Die

Zellschläuche, die am Rand des Obturators sich befinden, greifen um das äufsere Integument herum und legen sich ihm dicht an, umfassen es, so dafs sie eine Hülle um die Verdickung des Exostoms (Caruncula) bilden (Fig. 4). Ein Strang von Haarzellen schiebt sich ins Exostom hinein, dringt sogar ins Endostom vor, bis er die Spitze des Nucellus erreicht. Zwischen innerem und äufserem Integument finden wir hier eine Art Hohlraum, der von den eingedrungenen Obturatorschläuchen ganz erfüllt wird. Eine Anzahl Schläuche legt sich dann um die Spitze des Nucellus herum in schlangenförmigen Windungen, andere sind der Nucellarspitze, etwa parallel mit ihrer Achse laufend, aufgelagert[1]). Das Ende der Obturatorschläuche ist meist etwas angeschwollen oder keulig verdickt, und es hat den Anschein, als ob diese Zellen sich förmlich an dem Nucellus ansaugen würden.

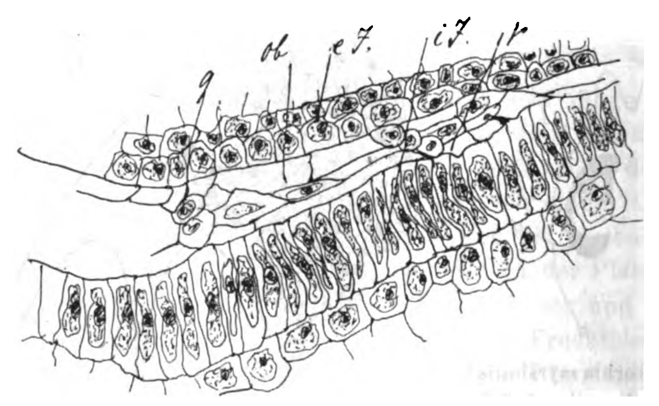


Fig. 3. Euph. myrsinitis L. Teil eines Längsschnittes; er zeigt die Zellen des Obturators = *ob*, die sich zwischen inneres (*i. J.*) und äufseres (*e. J.*) Integument geschoben haben. *p* = papillenartige Anschwellung. Zum Teil sind die Obturatorzellen quer oder schräg abgeschnitten (*g*).

Es dringt ferner eine Anzahl von Obturatorschläuchen auch zwischen inneres und äufseres Integument ein. Besonders diese Zellen, die eine ziemliche Strecke weit sich zwischen den beiden Integumenten vorschieben, bilden papillenartige Anschwellungen, mit denen sie dem inneren Integument sich fest anlegen, auch wohl zwischen die langgestreckten Cylinderzellen sich drängen (Fig. 3).

Wie demnach die äufseren Obturatorzellen das äufsere Integument umfassen, so wird auch das innere eine Strecke weit von Obturatorzellen umhüllt. Bleiben wir bei dem Vergleich des Obturators mit

1) Ein Eindringen in den Nucellus wurde nie beobachtet.

einer Glocke stehen, so entspräche dem Glockenschwengel ungefähr der Zellstrang, der auf den Nucellus zu wächst. Figur 4 zeigt in schematischer Zeichnung die Verhältnisse. Figur 5 stellt die Spitze des Nucellus dar mit Obturatorschläuchen und Stücken von Pollenschläuchen.

Die Schlauchzellen des Obturators nehmen begierig Farbstoffe wie Jodgrünfuchsin, Hämatoxylin etc. auf. Reaktionen mit Rutheniumrot ergaben den Nachweis für das Vorhandensein von viel Schleimsubstanzen in den Zellwänden.

Querschnitte durch die Stelle, die unterhalb des Griffelansatzes liegt, zeigen die Verwachsungsstelle zweier Fruchtblätter sowie

Fig. 4. Euph. myrsinitis L. Schematisch. Längsschnitt. *obt* Obturator, dessen Zellen zum Nucellus (*n*) vordringen, sich zwischen inneres und äufseres Integument (*iJ*, *e J*) einschieben und den oberen Teil der Samenanlage *c* (Caruncula) umfassen, *f* Funiculus.

Fig. 5. Spitze des Nucellus von Euph. myrsinitis L. Es sind die Obturatorschläuche nur zum Teil gezeichnet (*obt*); *p* Stück von Pollenschläuchen. Die Obturatorschläuche dringen nie ins Nucellusgewebe ein.

einen Teil des Obturators. Derselbe füllt den Raum des Fruchtfaches fast völlig aus. Es zeigt sich auf solchen Schnitten von entsprechend jungem Material, dafs der Obturator nicht als ein einheitliches Gebilde angelegt wird, sondern dafs zwei Teile, ein rechter und ein linker den Obturator zusammensetzen. Jeder dieser Teile entspingt dem Rande je eines Fruchtblattes. Bei E. myrsinitis verwachsen

die beiden Teile schon sehr frühzeitig miteinander, so dafs der Irrtum begreiflich erscheint, wenn man den Obturator als ein von vorneherein einheitliches Gebilde bezeichnet. Eine genauere Untersuchung der Anordnung der Zellen zeigt, dafs nahe dem Rande des Obturatorquerschnittes sich Zellen finden, welche in ungefähr parallelen Reihen angeordnet sind; ihr Ursprung ist der Rand der Fruchtblätter. Dazwischen liegt ein scheinbar regelloses Gewirr von Zellen. Solcher Zellreihen sind auf jeder Seite 3—6 nachzuweisen (Fig. 6).

Man bemerkt dabei auch, dafs die rechte Hälfte des Obturators dem einen, die linke Hälfte dem andern Rande desselben Fruchtblattes entspringt und dafs beide Hälften infolge ihrer Einbiegung nach der konvexen Seite des Fruchtblattes einander sich nähern, bis durch weitere Ausbildung der Zellen eine Vereinigung beider zustande kommt.

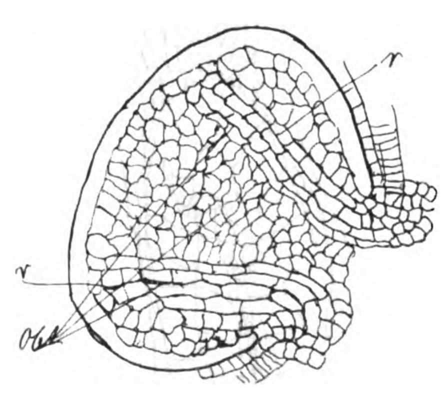


Fig. 6. Euph. myrsinitis L. *obt* = Obturator; rechts und links ca. parallele Reihen von Zellen (etwas schematisiert).

Bei manchen Schnitten durch das Obturatorgewebe gelingt es auch, Stücke von Pollenschläuchen nachzuweisen. Dieser Nachweis ist nicht leicht zu führen, einmal weil die Gestalt der Obturatorschläuche sehr der der Pollenschläuche ähnelt, dann weil beide dieselbe Wachstumsrichtung haben und charakteristische Färbemethoden nicht bekannt sind (vgl. Fig. 5 *p*). Bei Längschnitten kann allerdings aus der Lage der Schläuche (im Innern des Nucellusgewebes z. B.) geschlossen werden, was Oburatorschläuche und was Pollenschläuche sind.

Aufserhalb des Obturatorgewebes wurden im Fruchtfache (Nucellus natürlich ausgenommen) niemals Pollenschläuche konstatiert.

Ist das Obturatorgewebe ein Organ von Dauer? Seine mächtigste Entwicklung erreicht der Obturator zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit der Samenanlage. Ist die Befruchtung der Eizelle eingetreten, so ist auch in der nächsten Folgezeit der Obturator scheinbar unverändert. Aber mit fortschreitender Entwicklung des Embryo erfährt der Obturator doch eine merkliche Veränderung. Die Zellen, von denen oben bemerkt worden, dafs sie eine feste Verbindung mit dem Nucellus erreicht haben, indem sie sich ihm fest anlegten, ver-

lieren allmählich ihren Inhalt, die Verbindung dieser Zellen mit der Nucellusspitze wird erst gelockert, dann ganz aufgehoben. Auch jene Zellen, die sich zwischen die Integumente eingekeilt hatten, schrumpfen zusammen. Ein weiteres Stadium des Verfalles tritt damit ein, dafs die Zellen, welche das Exostom (Caruncula) umfafsten, sich loslösen und aufgelöst werden; endlich sind es nur noch zusammenhanglose Fetzen von Obturatorgewebe, die sich vorfinden, hie und da noch Zellen mit etwas Plasma und Kernresten, zuletzt verschwinden auch diese und im Fruchtfach, der einen reifen Samen enthält, findet sich vom Obturator nur noch eine Art Schwiele, die an der Placenta oberhalb des Funiculus als Rest des Obturators übrig bleibt. Was den Ursprung und die Entwicklungsgeschichte des Obturators bei den übrigen



Fig. 7. Euph cyparissias L. Querschnitt: Obturatorschläuche. Dieselben sind quer geteilt.



Fig. 8. Euph. cyparissias L., jung. Der Längsschnitt zeigt den oberen Teil des Nucellus (*n*) und des äufseren Integuments (*J*); im Obturator (*obt*) sind die Zellen teilweise in regelmäfsigen Reihen angeordnet.

untersuchten Euphorbiaarten anlangt, so ist keine wesentliche Abweichung zu ersehen. Bei Euphorbia cyparissias L. sind die Zellwandungen der Obturatorschläuche äufserst dünn, die Zellschläuche zeigen deutliche Querteilung; der Obturator ist bedeutend gröfser als bei E. myrsinitis und seine peripheren Zellen laufen fast die Hälfte der Samenanlage herab. Auf Längsschnitten ist auch eine Reihe von Zellen zu sehen, die etwa parallel neben einander herlaufen und der Nucellusspitze zustreben (Fig. 7 und 8).

Während bei Euph. myrsinitis die schlauchförmigen Zellen sehr spät entwickelt werden, strecken sich bei E. esula L. die Zellen schon sehr bald haarförmig ins Innere des Fruchtfaches vor.

Euphorbia Gerardiana Jacqu. bietet ein besonders geeignetes Objekt zum Nachweis dafür, dafs der Obturator ursprünglich zweiteilig sich anlegt. Es bleiben die beiden Teile längere Zeit unverbunden, so dafs dazwischen ein mehr oder weniger breiter Spalt offen bleibt. Spät erst wird der Spalt mit Zellen ausgefüllt und der Eindruck hervorgerufen, als handle es sich um ein einheitlich angelegtes Organ (Fig. 9).

Der Obturator ist mit sehr breiter Basis an der Placenta angelegt.

Ganz ähnlich verhält sich die Sache bei Euph. salicifolia Host. Die Spalte ist auch bei nicht mehr ganz jungen weiblichen Blüten zu sehen. In jungen Anlagen findet man, dafs alle Zellen des Obturators



Fig. 9. Euph. Gerardiana Jacqu. Querschnitt. Der Schnitt, ziemlich weit oben geführt, zeigt zwischen den Hälften des Obturators (*obt*) Spalten, dazwischen in zwei Fächern die Querschnitte von den Nucellusspitzen. In dem unten rechtsgelegenen Fach liegen die beiden Obturatorhälften dem Nucellus seitlich an.

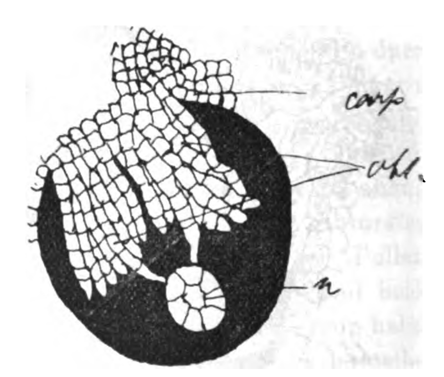


Fig. 10. Euphorbia salicifolia Host. Querschnitt durch eine junge weibliche Blüte. Das eine gezeichnete Fruchtfach zeigt die Anordnung der Obturatorzellen; sie sind in ungefähr parallelen Reihen geordnet; zwei Zellreihen haben den Nucellus (*n*) bereits erreicht *carp* = Fruchtblatt.

zunächst noch in Reihen angeordnet sind, die dem Nucellus zu sich querteilen (Fig. 10). Einzelne dieser Zellreihen eilen den anderen im Wachstum voraus und erreichen schon bald die Nucellusspitze. Bei Euph. helioscopia fanden sich in den Obturatorzellen Stärkekörner als Inhalt vor. Diese Stärke wird aber dort nur transitorisch abgelagert und schwindet nach eingetretener Befruchtung der Eizelle bald. Im allgemeinen findet sich oft Öl als Zellinhalt. Euphorbia heterophylla

steht bezüglich der Gröfse des Obturators weit hinter den bisher angeführten Orten zurück. Hier bildet der Obturator einen ganz bedeutend kleineren Gewebekörper. Auch greift der Obturator nicht um die Caruncula herum (Fig. 11).

Auch die Euphorbia Lathyris, die schon von Payer[1]) eingehend beschrieben worden ist, weist nur einen mäfsig entwickelten Obturator auf.

Einen sehr grofsen Obturator findet man bei den sukkulenten Arten der Gattung Euphorbia vor. Bei Euphorbia ornithopus Jacqu. reichen die Schläuche des Obturators bis weit über die Hälfte der Samenanlage herunter, sie wie mit einem Mantel umhüllend. Die

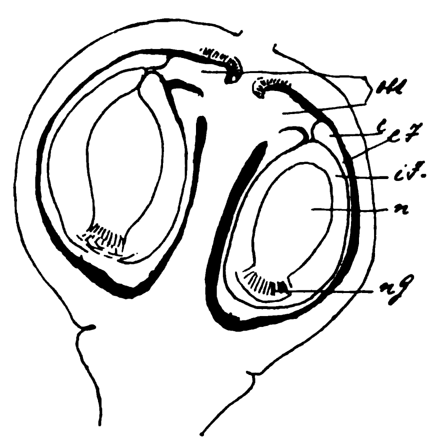


Fig. 11. Euph. heterophylla L. Der Obturator (*obt*) ist klein und sendet nur einen Zellstrang in die Mikrophyle, ohne den oberen Teil der Samenanlage zu umfassen.

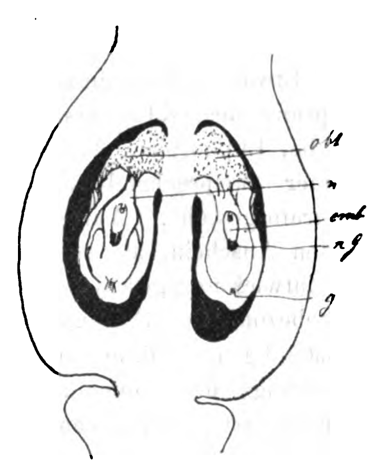


Fig. 12. Euph. ornithopus Jacqu. Der Obturator (*obt*) umhüllt wie ein nach unten ausgefranster Kragen die Samenanlage. (*n*) Nucellus. (*emb*) Embryosack mit Eizelle. (*g*) Gefäfsbündeleintritt.

Zellschläuche sind sehr kräftig entwickelt und enthalten viel Schleimsubstanzen. Sie nehmen Farbstoffe so gierig auf, dafs oft schon nach Einwirkung von einigen Minuten eine tiefblaue Färbung (mit Hämatoxylin und ebenso mit Jodgrünfuchsin) eintritt (Fig. 12).

Einen ganz ähnlichen Obturator weist E. globosa Sims. auf. Es sind nur einige wenige, aber sehr kräftige Schläuche, die in die Mikropyle vordringen. Querschnitte zeigen besonders schön (nach Behandlung mit Farbstoffen), welche Zellen schleimige Substanzen enthalten. Ganz dasselbe Verhalten findet sich bei Euphorbia polygona

1) Payer, Traité etc.

Haw. Bei beiden sind die Zellwände im oberen Teile des Obturators in der Mitte, nach unten zu die periphisch gelegenen verschleimt.

Die sukkulenten Formen lassen deutlich erkennen, wie auch hier der Obtorator aus zwei Hälften entsteht. Die meiste Ähnlichkeit bezüglich des Obturators mit Euphorbia weist Poinsettia pulcherrima R. Grah (Euph. pulcherrima L.) auf. Der Obturator ist sehr grofs.

Auch Adelia acidoton L., das in der Regel zwei Fruchtfächer hat, unterscheidet sich nicht wesentlich von Euphorbia. Der Obturator ist besonders dem von Euph. myrsinitis ähnlich.

Von Acalypha Sanderi, Acalypha mosaica standen nur ganz junge Samenanlagen zur Verfügung. Doch ist auch hier keine wesentliche Abweichung zu bemerken. Der Obturator legt sich haubenförmig über die Mikropyle und ist mächtig entwickelt.

Etwas anders gestaltet sich der Obturator bei Ricinus. Der Ursprung des Obturators bei Ricinus communis L. ist zwar ähnlich wie bei Euphorbia. Aus einer Anschwellung oberhalb des Funiculus (wieder entsprechend den beiden Fruchtblatträndern) entsteht das Obturatorgewebe. Auf späteren Stadien der Entwicklung gewinnt es den Anschein, als sei der Obturator dem Funiculus entsprungen; die Entwicklungsgeschichte beweist aber, dafs dem nicht so ist. Jene Gewebezone der Placenta, aus welcher der Funiculus und darüber selbständig der Obturator entspringt, erfährt bald eine beträchtliche Streckung; der Funiculus wendet sich dann in scharfer Krümmung nach abwärts, was besonders nach dem Verlaufe des Gefäfsbündels beurteilt werden kann. Der Obturator aber liegt in späteren Entwicklungsstadien scheinbar dem Funiculus auf. Er ist aber nicht mit ihm verwachsen, noch weniger ist er hervorgegangen aus dem Funiculus, wie Dalmer[1]) meint, wenn er schreibt:

„Dieser (der Funiculus) ist auf seiner Oberseite höckerartig angeschwollen und dicht mit langen Papillen bekleidet, die sich schopfförmig über die Mikropyle legen (Fig. 21 a. a. O.); dieselben enthalten, wie die Narbenpapillen, im frischen Zustande einen roten Farbstoff, welcher durch Alkohol ausgezogen wird.“ Junge Stadien lassen denn auch keinen Zweifel übrig, dafs der Obturator der Placenta entspringt; wenn es später den Anschein hat, als sei der Obturator eine Anschwellung des Funiculus, so beruht dies darauf, dafs eben, wie schon bemerkt, infolge interkalaren Wachstums die Zone der Placenta, der

1) Dr. Moritz Dalmer, Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen pag. 18 f.

der Ursprung von Obturator und Funiculus angehört, sich gestreckt hat (vgl. Fig. 13 und 14).

Verfolgt man den Verlauf der Zellreihen des Obturators in verschiedenen Altersstadien, so erkennt man auch hieraus, dafs der Obturator seinen Ursprung aus der Placenta nimmt.

Der Obturator stellt im fertigen Zustand eine kompakte Zellmasse dar. Die peripheren Zellen sind schlauchförmig gestreckt und ragen wie steife Haare empor. Auf der Oberseite des Obturators ist eine Furche, welche die ganze Oberseite in der Richtung von der Placenta zur Fruchtwand hin gleichsam scheitelt. So ragt er etwa hahnenkammartig über dem Funiculus empor.

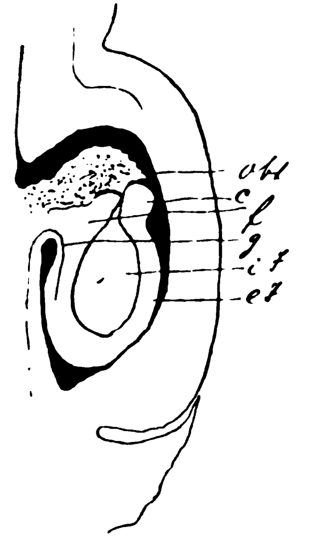


Fig. 13. Ricinus communis L. Junges Stadium. Der Obturator ist noch deutlich als ein selbständig an der Placenta entstandenes Gewebe (*obt*) zu erkennen. *c* Caruncula, Funiculus, *g* Gefäfsbündel, *eJ* äufseres Integument, *iJ* inneres Integument.

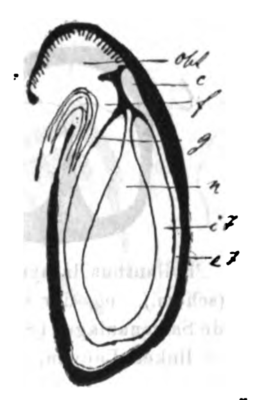


Fig. 14. Ricinus communis L. Älteres Stadium. *obt* Obturator scheinbar aus dem Funiculus entstanden. *n* Nucellus, *f* Funiculus, *g* Gefäfsbündel, *eJ* äufseres Integument, *iJ* inneres Integument.

Behandelt man frische Längsschnitte durch den Obturator und Funiculus mit Kalilauge, so werden die anfangs purpurrot gefärbten Zellen des Obturators zunächst intensiv blau, dann braun, schliefslich farblos. Anders die Zellen des Funiculus; sie ändern ihre Farbe nicht.

Nach der Befruchtung schwindet auch bei Ricinus der Obturator bis auf einen kleinen Rest an der Placenta; dieser ist deutlich wahrzunehmen als ein kleiner rotgefärbter Wulst über der Stelle, wo der Funiculus beginnt.

Interessante Ergebnisse lieferte die Untersuchung der Phyllanthusarten. Sie haben in jedem Fache zwei Samenanlagen; bei Phyllanthus lathyroides HB. et Kth. sind die Samenanlagen etwas gekrümmt und neigen mit der Mikropyle gegeneinander, ohne sich zu berühren. Beide Samenanlagen haben einen gemeinschaftlichen Obturator. Die Anlage und der Ursprung desselben ist wie bei den Euphorbiaarten: aus den verwachsenen Fruchtblatträndern erhebt sich je ein kleiner Wulst, der durch Wachstum und Teilung zum Obturator wird. Am fertigen Obturator lassen sich vor allem ein rechter und ein linker Lappen unterscheiden, dazwischen liegt ein Verbindungsgewebe. Letzteres sendet einen Zellkomplex zwischen die beiden Samenanlagen hinab. Die Zellen sind vielfach haarförmig verlängert (Fig. 15).

Auf Längschnitten durch noch junge Samenanlagen erscheint der Obturator als ein schopfartiges Gebilde (Fig. 16). Später wird der Obturator bedeutend massiger.

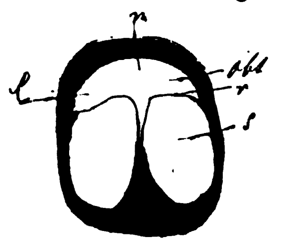


Fig. 15. Phyllanthus lathyroides. Tangentialschnitt (schem.). *obt* der Obturator, der sich über beide Samenanlagen (*S*) herlegt, *r* rechter Lappen, *l* linker Lappen, *m* mittlerer Lappen.

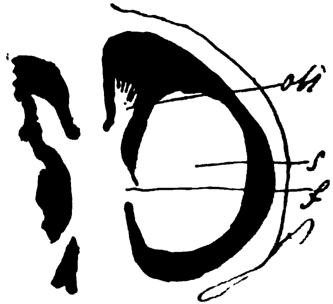


Fig. 16. Phyllanthus lathyroides. *obt* Obturator, *f* Funiculus.

Bei den Phyllanthusarten ist sehr deutlich zu sehen, dafs Obturator und Funiculus nichts miteinander gemein haben. Die Richtung des Obturators ist nach aufwärts, später neigt sich der Obturator gegen die Samenanlagen hin und legt sich ihnen auf.

Bei Phyllanthus lathyroides liegen die Anheftungsstellen des Obturators und Funiculusgewebes etwas auseinander, bei Phyllanthus grandifolius L. sind sie einander sehr genähert (Fig. 17).

Von oben gesehen weist der Obturator bei Phyllanthus zwei Rinnen auf, in welche die Nucellusspitze sich einlegt. Besonders auf der Oberseite ragen die verlängerten Zellen borstenförmig empor. Den Rinnen entsprechend sind die Obturatorgewebe bei Phyllanthusarten oft gelappt.

Bei Phyllanthus angustifolius Sw. erreicht der Obturator eine beträchtliche Gröfse. Er umfafst in gröfserem Mafse als bei Ph. lathy-

roides das äufsere Integument, drängt sich hier auch mit einem Teile zwischen die Integumente und läfst nur die Stelle frei, wo die Nucellusspitze hervorwächst, um sich auf den Obturator zu legen.

Phyllanthus pulcher Wall., sowie Phyllanthus mimosoides zeigen ein Verhalten ähnlich wie Ph. lathyroides resp. angustifolius.

Manihot palmata Muell. Arg. hat einen kleinen Obturator. Er unterscheidet sich wesentlich von dem Obturator der bisher beschriebenen Arten dadurch, dafs er weder in die Mikropyle eindringt, noch eine lange Furche oder Rinne zur Aufnahme der Nucellusspitze aufweist. Sein Verhalten ist wesentlich anders. Wohl hat er anfangs auf seiner Oberseite eine grubenförmige Vertiefung oder Einsenkung aufzuweisen. Sobald aber die Nucellusspitze sich in

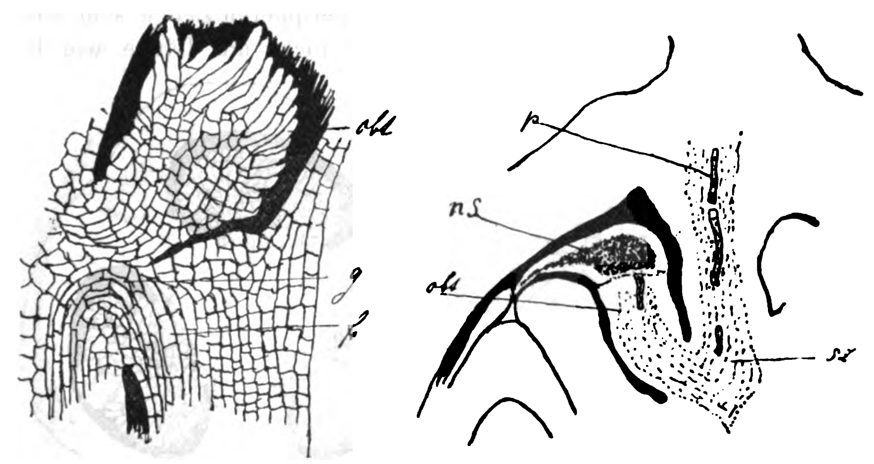


Fig. 17. Phyllanthus grandifolius. Der Obturator (*obt*) bildet ein schopfartiges Organ. (Längsschnitt.)

Fig. 18. Der Obturator (*obt*) mit darauf liegender Nucellusspitze (*nS*). *p* Pollenschlauch, *SZ* Schleimzellen.

dieselbe hineinlegt, greifen die Zellen des Obturators und der Nucellusspitze zapfenartig ineinander und es entsteht bald eine so innige Verbindung beider Gewebekörper, dafs in ausgewachsenen, befruchtungsfähigen Samenanlagen die Grenze beider Gewebe nicht leicht zu finden ist.

Der Obturator von Dalechampia Roezliana Muell. Arg. weist folgende Eigentümlichkeiten auf: Er ist kräftig entwickelt und legt sich haubenförmig über die Mikropyle; einzelne Zellen legen sich dem Nucellus an seiner Spitze an. Auf Längsschnitten wird aber deutlich, dafs der Obturator unten etwa in der Mitte eine grubenförmige Vertiefung aufweist, so dafs eine innige Verbindung zwischen Obturator

und Nucellus auf zweierlei Weise erzielt wird: der Obturator selbst legt sich mit einigen Haarzellen der Nucellarspitze an und diese ihrerseits drängt sich ins Obturatorgewebe von unten her ein. Der Obturator schickt seitliche Lappen ziemlich tief in der Samenanlage herab; auf der Rückenseite derselben aber erreicht er diese Länge nicht, daher der Obturator auf Achsenschnitten als ein ziemlich kleines Gewebe erscheint, was er aber nicht ist (Fig. 19).

Bei Croton sind die zwei Lappen, aus denen der Obturator sich zusammensetzt, wohl miteinander später verwachsen, aber sie bilden kein glocken- oder haubenförmiges Gebilde. Auf Querschnitten einer Crotonart (Croton spezies? Venezuela) sieht man deutlich, wie das Obturatorgewebe eine tiefe Rinne aufweist, die die Aufgabe hat, die Nucellusspitze in sich aufzunehmen. Die peripheren Zellen sind auch hier etwas langgestreckt, erreichen aber nicht die Länge wie bei Euphorbia myrsinitis und anderen.

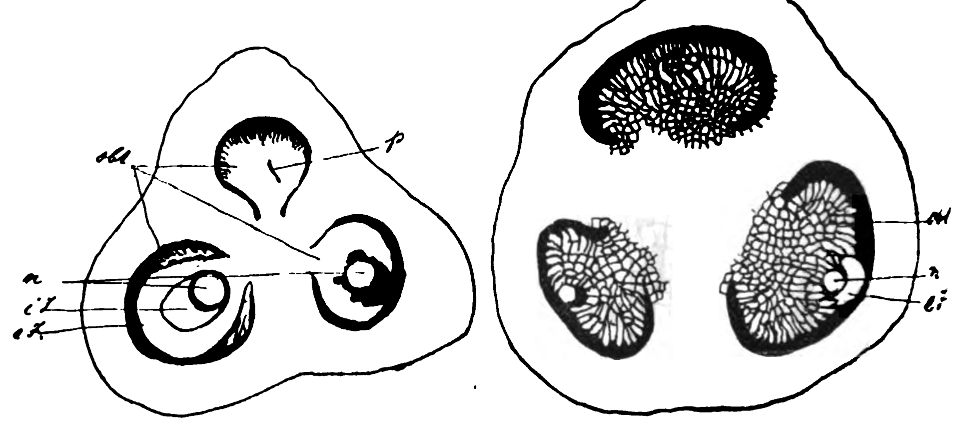


Fig. 19. Dalechampia Roezliana. Querschnitt. *obt* Obturator, *n* Nucellus, *iJ* inneres Integument, *eJ* äufseres Integument.

Fig 20. Croton sp.? Venezuela. Der Querschnitt zeigt den (*obt*) Obturator mit der rinnenartigen Einbuchtung, dazwischen den Querschnitt der Nucellusspitze. Auf dem oberen und rechten Durchschnitt der Samenanlage zeigt sich auch ein Teil des äufseren Integumentes (*eJ*).

Croton ciliatoglanduliferum Muell. Arg. verhält sich fast genau so. Auf dem Längsschnitt ist leicht zu erkennen, dafs der Obturator sich nicht um die Samenanlage herumlegt. Man kann hier auch deutlich unterscheiden, wie der innere Teil des Obturators bezüglich der Zellstruktur die gewöhnliche Zellanordnung aufweist; die Randzellen (peripheren Zellen) sind papillen- oder haarförmig gestreckt.

Eine grofse Übereinstimmung in der Ausbildung des Obturatorgewebes mit Croton zeigt Crozophora tinctoria L. Auch hier ist der Obturator ein Gewebekomplex mit haarförmig gestreckten Zellen; auch die bei Croton beschriebene rinnenförmige Furche ist vorhanden. Ein Unterschied besteht darin, dafs die Lage des Obturators eine andere ist. Da der Funiculus sich steil nach aufwärts etwas verlängert, so liegt der Obturator nicht wie bei Croton ziemlich frei im Fruchtfach, sondern schräg hinter der dem Funiculus aufgelagerten Anschwellung.

Mercurialis annua L. hat einen sehr kleinen Obturator, er sieht fast nur wie ein kleines Haarbüschelchen aus; dieser Haarschopf legt

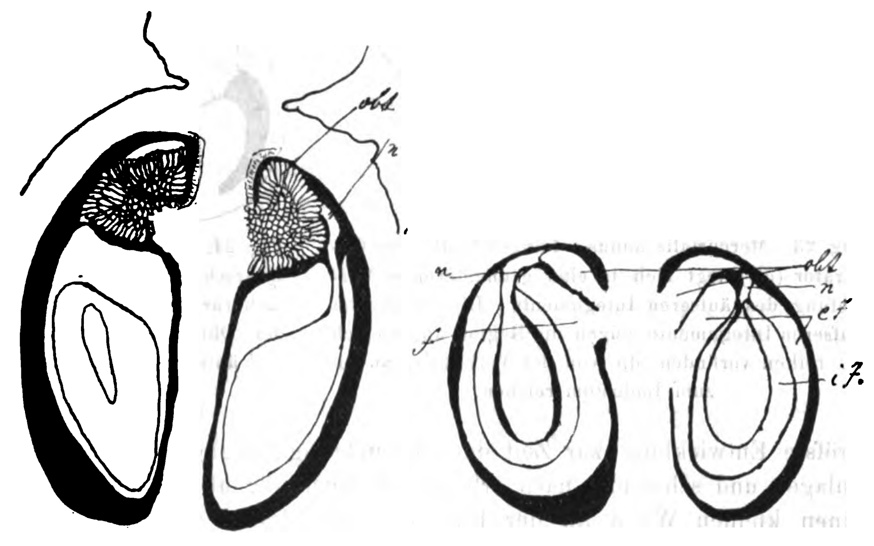


Fig. 21. Croton sp.? Venezuela. Längsschnitt. *obt* der Obturator mit haarförmigen Zellen am Rande. Die haarförmigen Zellen bedecken zum Teil seitlich die Nucellarverlängerung.

Fig. 22. Crozophora tinctoria. Längsschnitt. *obt* Obturator, *f* Funiculus, *eJ* äufseres Integument, *iJ* inneres Integument, *n* Nucellus.

sich in eine Vertiefung des äufseren Integuments; auf einem Querschnitt erscheint er immer als ein etwa halbkreisförmiges, fächerartiges Gebilde von einzelnstehenden Haaren (Fig. 23 und 24).

Mercurialis perennis L. zeigt dieselben Verhältnisse bezüglich des Obturators.

Ein Überblick über den Obturator bei den verschiedenen Arten und Gattungen der untersuchten Euphorbiaceen ergibt als Resultat:

Der Obturator ist ein aus placentarem Gewebe anfänglich in zwei Teilen entstandenes Organ, das durch nachträgliche Verschmelzung der beiden Hälften ein einheitlicher Körper wird. Er erreicht seine



Fig. 23. Mercurialis annua. Längsschnitt. Der Obturator (*obt*) legt sich in eine grubenförmige Vertiefung des äufseren Integuments. Die Striche im äufseren Integumente zeigen die Region an, wo sich Zellreihen vorfinden, die von der Vertiefung an bis zum Endostom reichen.

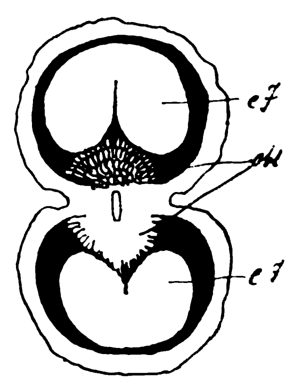


Fig. 24. Mercurialis annua. Querschnitt, zeigt die fächerartige Ausbreitung der Obturatorzellen (*obt*). *eJ* äufseres Integument.

gröfste Entwicklung zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit der Samenanlagen und schwindet nach erfolgter Befruchtung allmählich bis auf einen kleinen Wulst an der Placenta. Die Form und Gröfse des Obturators wechselt nach der Art, bez. Gattung.

Verhalten des Nucellus.

Auch der Nucellus der Euphorbiaceen weist eine Reihe von Eigentümlichkeiten auf, die zum Teil der Beobachtung Baillons nicht entgingen. Er beschreibt die Verlängerung der Nucellusspitze von einer Reihe von verschiedenen Euphorbiaceen vom morphologischen Standpunkte aus[1]).

Aber nicht nur die Nucellusspitze bietet interessante Verhältnisse, auch die Basis des Nucellus weist eigentümliche Erscheinungen auf.

1) Baillon, Etude générale etc. pag. 164ff.

Bei allen untersuchten Euphorbiaceen findet sich ein typisch entwickeltes Gefäfsbündel, das den Funiculus durchzieht, bis in die Region der Chalaza deutlich erkennbar ist und meist als ein einheitlicher Strang durch die beiden Integumente bis an die Basis des Nucellus herantritt. Bei Euphorbia myrsinitis fällt an der Basis des Nucellus schon bei sehr jungen Samenanlagen ein Komplex von Zellen auf, der sich deutlich von den anliegenden Zellen abgrenzt und namentlich bei Anwendung von Färbemitteln hervortritt. Die Zellen sind meist in regelmäfsigen Reihen angeordnet, radiär zum Embryosack gestreckt, reichlich mit Plasma angefüllt und enthalten einen grofsen deutlich erkennbaren Kern. Es ist eine Art von Nährgewebe, wie es von Billings[1]) für verschiedene Pflanzenfamilien konstatiert und beschrieben wurde. Auch die Stelle des inneren Integuments, die dieser Zone des Nucellus angrenzt, weist einen solchen inhaltreichen Zellkomplex auf, innerhalb welcher die Ausläufer des Gefäfsbündels liegen. Die Funktion als Nährgewebe ergibt sich klar aus der Entwicklungsgeschichte.

Dieser Zellkomplex entwickelt sich schon in ganz jungen Samenanlagen zu einer Zeit, wo der Embryosack noch nicht angelegt ist. Ist dieser bereits angelegt, so ist das Zellgewebe, soweit es als typisches Nährgewebe in Betracht kommt, deutlich abgegrenzt. Es hat sich durch fortgesetzte Quer- und Längsteilung der Zellen beträchtlich vergröfsert.

Später, wenn die Befruchtung der Eizelle eingetreten ist und die Endospermbildung einsetzt, wird dies Nährgewebe mehr und mehr zusammengedrückt und der Inhalt der Zellen aufgebraucht. Auch das vorher ziemlich dicke innere Integument verliert an Mächtigkeit und schliefslich, wenn das Endospermgewebe den ganzen Innenraum innerhalb des inneren Integumentes ausfüllt, findet man am Chalazaende nur noch wenige Zellen mit Plasmainhalt. Schon bevor die Testa völlig ausgebildet ist, schwindet auch das innere Integument bis auf eine dünne schleierartige Haut. An der Basis des Endospermkörpers aber zeigen sich eine Reihe eigentümlicher Zellen, die an reifen Samen auch noch leicht nachzuweisen sind.

Der Inhalt des inneren Integumentes schwindet, die Zellen selbst sind als zum Teil zusammengedrücktes farbloses Gewebe noch zu erkennen, die Zellwände bleiben auch bei Anwendung von Kongorot und ähnlichen Farbstoffen farblos. An der Basis des Endosperm-

1) Billings, Beiträge zur Samenentwicklung. Flora 1901.

gewebes hat sich eine braune Kappe gebildet, die aber dem inneren Integument ihren Ursprung verdankt (Fig. 25*f*); sie besteht aus verkorkten Zellen. Ihre Struktur ist erst zu erkennen, wenn man längere Zeit verdünnte H_2SO_4 hat einwirken lassen. Es zeigt sich dann, dafs die Zellen tangential etwas gestreckte Rechtecke sind; die Zellwand ist bedeutend verdickt; die Zelllumina sind sehr klein. Als Inhalt findet man eine körnige Substanz, welche die gelbbraune Farbe der Zellkappe bedingt. Mit kochender Kalilauge schwinden diese Körner, die Zellen werden farblos und zeigen dann auch die Zellulosereaktion. Über diesen Zellen finden sich Zellreihen tangential aufgelagert, die gegen den Embryosack hin keine wesentliche Verdickung mehr aufweisen, keine braune Färbung zeigen und den Übergang zwischen den Zellen der Kappe und dem Endosperm vermitteln. In der Mitte gegen den Embryosack hin springt von der braunen Zellkappe eine Reihe von Zellen (oft quergeteilt) in das Endosperm vor wie ein Zapfen und es drängen sich manche dieser Zellen etwas tiefer zwischen die Endospermzellen hinein. Beim reifen Samen enthalten sie Reservestoffe (Öl).

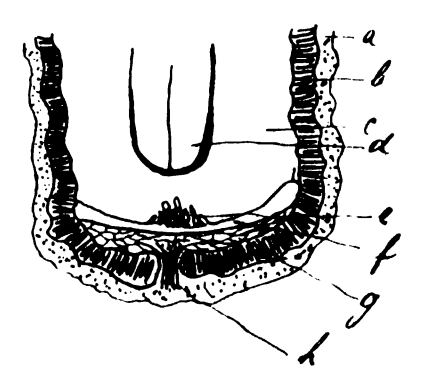


Fig. 25. Euphorbia myrsinitis L. Längsschnitt durch den unteren Teil eines ziemlich reifen Samens. *a* äufsere Schicht der Samenschale, *b* harte Schicht der Samenschale, *c* Endosperm, *d* Embryo (Cotyledonen), *e* lebende Zellen, *f* braungefärbte Kappe, *g* schleierartige Zellhaut, *h* Gefäfsbündel.

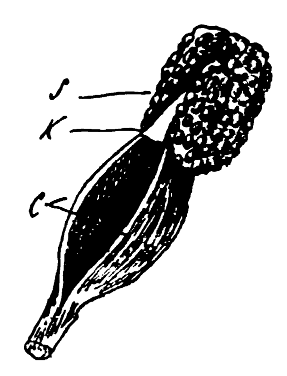


Fig. 26. Euph. myrsinitis. Junge Keimpflanze; die Cotyledonen(*c*)noch bedeckt mit der zarten Hautschicht (*K*) und darüber die harte Samenschale (*S*).

Bemerkt mufs werden, dafs bei der Ausbildung des Endosperms die Zellen an der Basis des Nucellus am längsten ihre Form und ihren Inhalt bewahren, was nicht auffällig sein kann, da sie die Nährstoffe zunächst noch zuzuführen haben. Ist die Endospermausbildung beendet, so sind auch sie bis auf die oben erwähnten Zellen geschwunden und es liegt dann die verkorkte braune Zellkappe fest

über der Öffnung in der Samenschale, wo das Gefäfsbündel eintritt. Es bildet also diese Kappe einen festen Abschlufs und auch einen Schutz gegen das Eindringen von Bakterien, sowie das Eindringen von Wasser, das den Zellinhalt auslangen könnte.

Am Rande der Zellkappe (der, wie die Figur 25 zeigt, etwas verstärkt ist) setzt sich als Rest des inneren Integumentes jenes weifse schleierartige Gewebe fort, das der harten Samenschale innen aufliegt.

Ähnliche Verhältnisse hat M. Merz[1]) bei den Utricularieen gefunden. Er sagt diesbezüglich von Utricularia inflata:

„Die Zellen des hier (an der Chalazaregion) liegenden Endosperms unterscheiden sich von den anderen durch ihre rechteckige Gestalt und ihre Verkorkung[2]). Denn bei Behandlung mit verdünnter H_2SO_4 wurde alles übrige diese Partie umgebende gelöst, während diese kaum eine Veränderung zeigt und besonders ein Streifen fiel durch stärkere Verdickung auf (Fig. 10 a. a. O. pag. 75)."

Läfst man reife Samen von Euphorbia myrsinitis keimen, so tragen die Cotyledonen oft noch einige Tage lang an ihrer Spitze die oben erwähnte Zellkappe, an welche sich die weifse schleierartige Haut anschliefst, so dafs die Cotyledonen noch längere Zeit (bis zu 10 Tage oft) gegen äufsere schädliche Einflüsse geschützt sind; die ergrünenden Cotyledonen krümmen sich mehr und mehr nach aufsen, so dafs sie kahnförmig aneinanderliegen; sie sprengen entweder die zarte Haut oder schlüpfen heraus und werfen sie so ab. Auch die harte Samenschale bleibt oft noch längere Zeit über dieser Zellkappe vorhanden (Fig. 26).

Ein solches charakterisches Nährgewebe findet sich deutlich ausgebildet bei allen Arten der Gattung Euphorbia (Fig. 27); es fehlt aber auch nicht bei den anderen Gattungen, wenn es auch bei einzelnen nicht so deutlich und so scharf abgegrenzt ist (wie bei Phyllanthus).

Eine besonders auffällige Form des Nucellus zeigt Dalechampia Roezliana Muell. Arg. Mindestens der ganze untere dritte Teil desselben ist ungemein verbreitert, während oberhalb dieser Verbreiterung der Nucellus als schmaler Kegel sich erhebt. In diesem oberen Teil findet man den Embryosack ziemlich tief unter der Nucellusspitze (Fig. 28).

Der Nucellus hat somit ungefähr die Form eines Flaschenkürbis. Das innere Integument ist demgemäfs auch in seinem oberen Teile nach innen zu bedeutend verdickt.

1) M. Merz, Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularieen. Flora 84. Bd., Ergänzungsband zum Jahrgang 1897, pag. 71ff.

2) Ein inneres Integument fehlt bei Utricularia.

Was die Nucellusspitze betrifft, so ist bei Euph. myrsinitis und in ähnlicher Weise bei allen Arten der Gattung Euphorbia der Nucellus in eine spitze Verlängerung ausgezogen, die gewöhnlich höchstens bis zur Mündung des Endostoms herausreicht. Der Nucellus, der in sehr jungen Samenanlagen etwa eiförmige Gestalt hat und mit dem breiteren Ende dem inneren Integument aufsitzt, wird später etwa birnförmig gestaltet. Nur bei Euph. heteropylla kommt die gröfste Breite dem oberen Drittel zu (Fig. 11). Bei Eph. globosa Sims. ist auffallenderweise das innere Integument in seinem oberen Teile sehr stark verdickt. Später wächst auch der unterhalb befindliche Teil

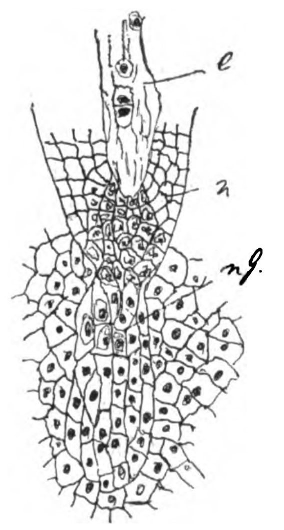


Fig. 27. Euphorbia esula. *e* = Embryosack, *n* = Nucellus, *ng* = Nährgewebe.

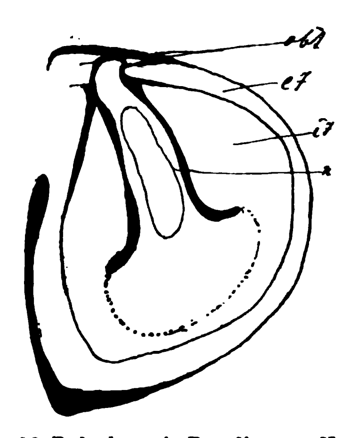


Fig. 28. Dalechampia Roezliana. *n* Nucellus. Die Punktlinie bezeichnet die Grenze jener Zellen, die durch ihren Plasmainhalt und ihre grofsen Kerne sich besonders vom übrigen Zellgewebe abheben.

mehr in die Dicke und wird dann das innere Integument überall ziemlich gleich stark. Der Nucellus ist sehr gedrungen (Fig. 29).

Ricinus communis schliefst sich in bezug auf die Gestaltung der Nucellusspitze den Euphorbiaarten an, ebenso Poinsettia pulcherrima und Adelia acidoton.

Bei den Phyllanthusarten dagegen ist der Nucellus in eine lange Spitze ausgezogen. Indem die Zellen der Nucelluspitze sich in rascher Folge querteilen, wird die Verlängerung immer bedeutender. Die Verlängerung verläfst schiefslich die Mikropyle, krümmt sich gegen die Placentaseite zu im Bogen; der obere Teil der Nucellarspitze schwillt etwas an und legt sich zwischen die haarförmig emporstehenden

Zellen des Obturators hinein. So bei Phyllanthus lathyroides (Fig. 30) und Ph. pulcher. Bei Phyllanthus angustifolius Sw. krümmt sich die Spitze in ähnlicher Weise nach der Seite der Placenta hinüber; das äufserste Ende der Spitze aber richtet sich wieder etwas nach aufwärts.

Manihot palmata Muell. Arg. besitzt gleichfalls eine bedeutend verlängerte Nucellarspitze. Während aber bei Phyllanthus die Verlängerung sich in eine Furche des Obturators legt, tritt bei Manihot eine innige Verschmelzung der Nucellusspitze mit dem Obturator ein. Zwar legt sich die Spitze auch in eine rinnenförmige Vertiefung des Obturators; indem aber die Zellen beider Gewebe sich zwischen

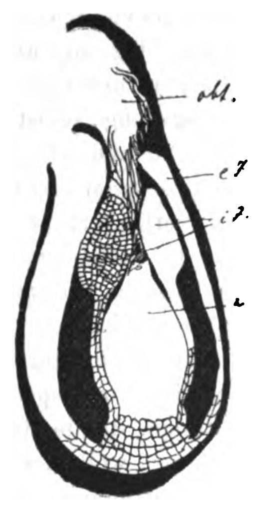


Fig. 29. Euph. globosa. *n* Nucellus, *iJ* inneres Integument, *eJ* äufseres Integument, *obt* Obturator (die Zellen nur teilweise gezeichnet).

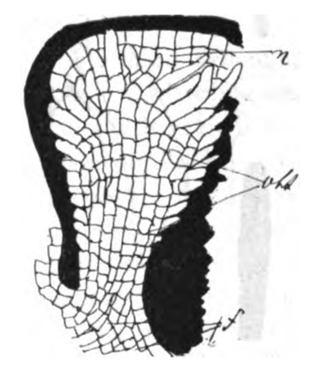


Fig. 30. Phyllanthus lathyroides. Die Nucellusspitze (*n*) liegt zwischen den Haaren des Obturators (*obt*) in einer Rinne. *f* Richtung des Funiculus.

einander hineindrängen und schliefslich miteinander verwachsen, wird die Verbindung eine so feste, dafs in späteren Entwicklungsstadien die Stelle der Vereinigung beider nicht mehr leicht festzustellen ist (vgl. Fig. 18, Fig. 31).

Oberhalb des Embryosacks findet sich eine Art Kappe von eigentümlich gestalteten Zellen, die sich leicht von anderen Zellgeweben unterscheiden lassen. Diese Zellgruppe bildet gleichsam die Basis der Nucellusverlängerung. Die Zellen der Nucellusspitze enthalten viel Stärke (die Körner sind ziemlich grofs), besonders von der Zeit an, wo der Eiapparat völlig ausgebildet ist. Diese Stärkeanhäufung

ist besonders beträchtlich in der oben genannten Zellkappe, sowie dort, wo der Obturator mit der Nucellusverlängerung verwachsen ist. Diese Stärke verschwindet nach eingetretener Befruchtung allmählich wieder; sie wird gelöst und zum Aufbau der Samen verwendet.

Am reifen Samen ist die mächtige Verlängerung verschwunden. Die Zellkappe an der Basis der Verlängerung weist nach der Befruchtung eine Querteilung ihrer Zellen auf und nachdem der Inhalt der Nucellusverlängerung aufgebraucht ist, seine Zellen aufgelöst sind, bildet jene Kappe den Abschlufs des Endospermkörpers nach der Mikropyle zu. In den Endospermzellen findet sich reichlich Stärke.

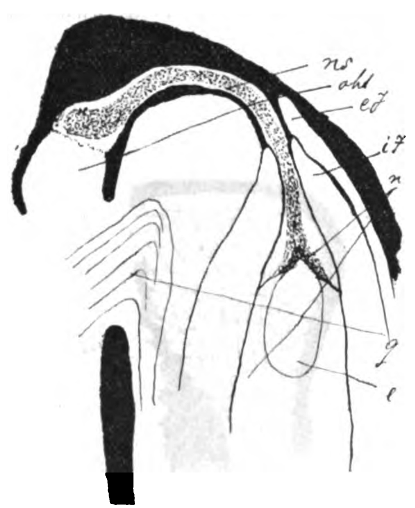


Fig. 31. Manihot palmata. Die Nucellusspitze (*nS*) ist ganz bedeutend verlängert. Die Stelle, wo Obturator und *nS* miteinander verwachsen sind, ist durch die punktierte Linie bezeichnet. *g* Gefäfsbündel, *n* Nucellus, *e* Embryosack.

Croton besitzt ebenfalls einen langausgezogenen Nucellus. Die Verlängerung legt sich ähnlich wie bei Phyllanthus dem Obturator auf. Die Verlängerung selbst ist sehr dünn (Fig. 20 und 21).

Bei Crozophora krümmt sich die stark verlängerte Spitze des Nucellus in scharfem Winkel (ca R), nicht bogenförmig, nach dem Obturator hinüber. Der Teil, welcher dem Obturator aufliegt, verbreitert sich etwas (spatelförmig) und die Zellen, die den Obturatorzellen anliegen, wölben sich papillenartig, Saugzellen ähnlich, vor und drängen sich etwas zwischen die ebenfalls papillenartig gestalteten Zellen des Obturators hinein (Fig. 22).

Bei Mercurialis annua endlich tritt die sehr kurze Nucellusspitze nicht zum Endostom heraus (bei Merc. perennis ist sie etwas länger und spitzer); sie kommt auch mit dem Obturator nicht mehr in Berührung. Dagegen finden wir zwischen Obturator und Nucellusspitze das Exostom ausgekleidet mit langgestreckten Zellen, die in bogigen Reihen verlaufen und so die Verbindung zwischen Obturator und Nucellusspitze herstellen (Fig. 23).

Bei Dalechampia Roezliana (Fig. 28) verläfst die Nucellusspitze das Exostom und legt sich in eine Vertiefung des Obturators von unten her ein.

Mag die Nucellusspitze nur wenig zugespitzt oder mag sie lang ausgezogen sein: mit zunehmender Samenreife schwindet sie; am längsten bleibt sie erhalten bei Crozophora tinctoria, aber auch hier ist sie kein Dauergewebe und was Baillon als Nucellusverlängerung am reifen Samen von Crozophora beschreibt, gehört der Caruncula an.

Caruncula.

Von einer Reihe von Samen ist bekannt, dafs sie an dem oberen Teile des äufseren Integuments (wenn deren zwei vorhanden sind) in der Nähe der Mikropyle oder oberhalb der Anheftungsstelle des Funiculus Zellgewebewülste entwickeln, die als Caruncula (Strophiola) bezeichnet werden und vielfach auch als arillusartige Gebilde beschrieben werden, so bei Chelidonium, Viola usw.

Auch bei den Euphorbiaceen sind meist typisch entwickelte Carunculae vorhanden.

Wenn bei Euphorbia myrsinitis die ringförmige Erhebung des äufseren Integuments, das bekanntlich bei den Euphorbiaceen dem inneren in der Entwicklung weit voraneilt, sich zur Mikropyle schliefst, fällt am oberen Teile des äufseren Integuments ein Zellkomplex auf, der ein charakteristisches Teilungsgewebe darstellt. Anfangs wenige Zellen, mehren sie sich rasch durch Teilung, so dafs das äufsere Integument bald oben einen etwa ringförmigen Wulst um die Mikropyle bildet. Diese Zellvermehrung und -wucherung ist jedoch nicht auf allen Seiten gleich grofs; am energischsten ist sie auf der Rückenseite zu; auf der der Placenta zugekehrten Seite sind es besonders zwei Stellen am äufseren Integumente, wo eine rasche Zellvermehrung statt hat; diese beiden Stellen liegen oberhalb des Funiculus seitlich rechts und links, so dafs drei Lappen als besonders stark sich entwickelnd zu unterscheiden sind. Die Zellen haben Plasmainhalt und grofse Kerne. So bleibt das Verhältnis, bis die Befruchtung erfolgt ist und die Ausbildung der Samen beginnt. Man bemerkt dann, wie die Caruncula rasch sich vergröfsert, um ihre definitive Form anzunehmen; die Öffnung in der Caruncula verengert sich, der ganze Wulst wird mehr auf die Bauchseite verlagert, indem namentlich das Gewebe auf der Rückenseite der Samenanlage wächst und schliefslich wird die Mikropyle von der Caruncula selbst überdeckt. Während vorher der Kanal der Caruncula in der Achsenverlängerung der Samenanlage direkt über dem Exostom lag, ist er jetzt bauchseitig verschoben. Unterhalb des Ringwulstes der Caruncula beginnt sich eine

Zellzone zu strecken, so dafs die eigentliche Caruncula wie eine gestielte Warze dem Samen aufsitzt.

Auf der Seite, wo der Funiculus anliegt, findet man unterhalb der Caruncula ein Grübchen am reifen Samen, das die Stelle bezeichnet, wo das Gefäfsbündel in die Samenanlage eintrat.

Waren die Zellen der Caruncula in jüngeren Entwicklungsstadien reich mit Protoplasma gefüllt, so ändert sich das, wenn die Bildung der Testa beginnt. Die Zellen vergröfsern sich (sie strecken sich), der Plasmainhalt schwindet, Kerne sind zwar noch eine Zeitlang nachweisbar, aber auch sie zerfallen, es entstehen mit Luft gefüllte Hohlräume, die die weifsliche Farbe der Caruncula bedingen. Als Inhalt findet sich bei ausgebildeten Samen in den Zellen der Caruncula nur mehr ein sehr dünner Wandbelag von Plasma. Die Caruncula setzt sich in einer dünnen Haut, welche die Testa umgibt, fort; auch diese enthält lufterfüllte Zellen; sie vertrocknen und die vorher weifsliche Farbe der Samen schwindet, in dem dann die Farbe der Testa durch die dünne vertrocknete Haut hervortritt. So gewinnt es den Anschein, als ob die Caruncula oben dem Samen locker aufsitze, tatsächlich fällt sie auch leicht ab. In trockener Luft schrumpft auch die Caruncula bald ein, in Wasser quillt sie wieder auf und nimmt ihre frühere Gestalt wieder an (vgl. Fig. 4).



Fig. 32. Euph. verrucosa. *c* = Caruncula. Tangentialschnitt. Der Same ist noch nicht ganz reif. Die Samenschale beginnt sich erst auszubilden.

Diese Entwicklung findet sich in ganz ähnlicher Weise bei den übrigen untersuchten Euphorbien. Auch die Form der Caruncula ist wesentlich dieselbe. Eine Ausnahme macht nur Euphorbia heterophylla. Während die anderen Arten der Gattung Euphorbia am reifen Samen eine ziemlich grofse Caruncula haben (Fig. 32), ist sie hier sehr klein. Auf jüngeren Entwicklungsstadien findet sich zwar ein Teilungsgewebe, das jenem entspricht, das zur Bildung der Caruncula den Ausgangspunkt bildet; an reifen Samen sieht man aber nur eine sehr kleine, auf die Bauchseite gelagerte Schwiele.

Bei Euphorbia Lathyris L. ist eine grofse Caruncula vorhanden, die vielfach Einschnürungen aufweist. Kräftig entwickelt ist die Caruncula auch bei Ricinus communis L., Manihot palmata etc.

Eine Ausnahme machen die Arten von Phyllanthus und Dalechampia.

Von Phyllanthus findet sich die Angabe, dafs sie einer Caruncula entbehre. Eine typisch ausgebildete Caruncula findet sich allerdings an den reifen Samen nicht. Aber vollständig fehlt sie nicht: auf der Bauchseite, ziemlich weit herabgeschoben, ist eine schwielenartige Anschwellung zu sehen, die meist lebhaft gefärbt ist (orangerot bei Phyllanthus lathyroides). Die Entwicklungsgeschichte der Samen von Phyllanthus zeigt, dafs am äufseren Integument sich ein Teilungsgewebe vorfindet, das jenem entspricht, welches z. B. bei Euphorbia myrsinitis zur Bildung der Caruncula Anlafs gibt (Fig. 33). Das bei jungen Samenanlagen zweischichtige äufsere Integument wird in der Nähe der Mikropyle mehrschichtig; dieses Teilungsgewebe ergibt dann die oben erwähnte Samenschwiele, die man als eine sehr kleine Caruncula wohl bezeichnen kann. Es bleibt hier die Bildung der Caruncula sozusagen auf rudimentärer Stufe stehen. Ganz ähnlich ist es bei Dalechampia; auch hier ist es nur ein kleines längsgestrecktes Wärzchen, das als Caruncula bezeichnet werden kann. Diese Bezeichnung ist ja wohl auch hier am Platze, wenn man bedenkt, dafs die Entwicklung anfangs dieselbe ist, wie bei den mit typischer Caruncula versehenen Samen, die Gröfse ist allerdings verschieden.

Fig. 33. Phyllanthus lathyroides. c = Teilungsgewebe am äufseren Integument. Das innere ist nicht gezeichnet. n = Nucellus.

Auf die Form der Caruncula hat besonders Baillon schon geachtet, es findet sich eine Reihe von Carunculagebilden beschrieben in seiner Monographie der Euphorbiaceen.

Sieht man von Phyllanthus und Dalechampia, sowie Euphorbia heterophylla ab, so haben alle untersuchten Euphorbiaceen eine wohlausgebildete Caruncula.

B. Physiologisches und Biologisches.

Caruncula.

Bevor ich auf die Bedeutung der Caruncula eingehe, ist es notwendig, darauf hinzuweisen, dafs Obturator und Caruncula zwei verschiedene Organe sind und zwar zwei verschiedene Organe, denen auch verschiedene Funktionen zukommen. Es mufs der Unterschied zwischen Obturator und Caruncula um dessenwillen so hervorgehoben

werden, weil sich in dem grofsen Werke von Engler-Prantl[1]) über die Caruncula folgende Stelle findet:

„Die Samenanlagen (der Euphorbiaceen) besitzen in den allermeisten Fällen eine Caruncula, welche die Mikropyle überdeckt, bei der Leitung der Pollenschläuche eine wichtige Rolle spielt und meist auch am Samen dann wahrgenommen werden kann. Sie entsteht aus placentarem Gewebe am Grunde des Funiculus oder noch höher und bedeckt die Mikropyle deckelartig oder haubenförmig; wo zwei Samen in jedem Fach vorkommen (Phyllanthoideae), besitzt jeder eine Caruncula für sich oder für beide ist eine gemeinschaftliche Caruncula vorhanden.“

Es ist hier nicht nur kein Unterschied zwischen dem Obturator und Carunculagewebe gemacht, sondern beide sind miteinander als ein Gewebe angenommen; aber die Caruncula hat einen anderen Ursprung, wie im ersten Teile nachgewiesen, als der Obturator. Dieser entspringt aus placentarem Gewebe, dieser dient zur Leitung der Pollenschläuche, dieser bleibt aber am reifen Samen nicht vorhanden, sondern als Rudiment an der Placenta. Die Caruncula ist deutlich hervorgegangen aus dem äufseren Integument und kommt für die Leitung der Pollenschläuche nicht in Betracht, wenigstens nicht in der Weise, wie Pax in Engler a. a. O. meint.

Schon Baillon hat eindringlich hingewiesen: „Il faut bien se garder de le (= obturateur) confondre avec la caroncule, comme le font certains auteurs classiques.“

Eingehendere Untersuchungen können denn auch nicht im Zweifel lassen, was Obturator und was Caruncula sei.

Was ist nun die Caruncula? Ist sie eine Art von Arillus?

Über die Arillusbildungen sind eingehende Untersuchungen schon von Planchon[2]) gemacht worden. Seine Einteilungen in echte und falsche Arillargebilde ist unzweckmäfsig; der echte ist nach ihm eine accessorische Eihülle, welche sich um den Hilus herum gebildet hat und das Exostom überdeckt oder bedecken würde, wenn man sich die Hülle über den ganzen Samen ausgedehnt denkt; der falsche ist entstanden aus einer Wucherung des Exostomrandes, das die Mikropyle aber immer unbedeckt läfst, somit stets eine dem Exostom entsprechende Durchlöcherung zeigen mufs.

1) Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, Bd. III, Abteil. 5, pag. 10. Pax, Euphorbiaceen. 1. Aufl.

2) Planchon, Developpement et caractères des vrais et des faux arilles. Annal. d. sc. n. III sér. tom 3 pag. 275 ff.

Baillon hat dem gegenüber bewiesen, dafs man es nicht mit zwei getrennten Bildungscentren zu tun hat, sondern nur mit einem einzigen, welches zwischen der Hilusstelle und der ihr zunächst gelegenen Hälfte des Exostoms befindlich ist und allmählich das Exostom und den Hilus in ihrem ganzen Umfang zur weiteren Ausbildung des Arillus heranzieht. Er stimmt darum schon für Beseitigung der alten Bezeichnungen, wie echter und falscher Arillus, Calyptra, Strophiola, Caruncula usw. und will an deren Stelle unterschieden wissen zwischen allgemeiner oder totaler und lokalisierter Arillusbildung in dieser oder jener Region des Samens wie Funiculus, Raphe, Chalaza, Hilus oder Mikropyle oder an mehreren dieser Stellen zugleich. Ob eine solche Bezeichnung in jeder Hinsicht unanfechtbar wäre, soll hier nicht entschieden werden. Sicher gehen wir nicht allzuweit fehl, wenn wir die Caruncula der Euphorbiaceen als eine Art Arillus auffassen.

Die Caruncula ist vor allem nicht als ein drittes Integument aufzufassen oder als Überrest eines solchen. Wäre das der Fall, so müfste sie entstehen als ein Teil des Nucellargewebes; das ist aber nicht der Fall.

A. Pfeiffer[1]) meint, die Caruncula der Euphorbiaceen zu den Exostomarillen (nach Baillons Einteilung) stellen zu dürfen. (Aber auch diese Stellung wäre keine genaue, da auch der Funiculus bei Bildung der Caruncula beteiligt ist.) Pfeiffer hat die Bildung der Caruncula bei den Euphorbiaceen nicht selbst untersucht, sondern begnügt sich mit der Bemerkung, dafs Baillon schon genügend die Caruncula der Euphorbiaceen besprochen habe. Aus dessen Monographie ist zu ersehen, dafs sich mantelförmige Hüllen nirgends bei den Euphorbiaceen finden, sondern stets auf die Mikropylegegend beschränkte Wülste, die immerhin ganz interessante Formen durch Einschnürungen, Lappung, Spaltung usw. annehmen können. Auch die Färbung ist oft höchst charakteristisch.

A. d. Saint Hilaire[2]) hat schon behauptet, die Caruncula gehe hervor aus dem Exostom. Baillon[3]) erkannte schon, dafs die Ausbildung der Caruncula nicht im ganzen Umkreis des Exostoms gleichförmig vor sich gehe (z. B. bei Ricinus communis sind es anfangs drei Lappen; der eine liegt gegen die Fruchtwand zu, die beiden anderen je seitlich über dem Funiculus; später erscheint die

1) A. Pfeiffer, Die Arillargebilde der Pflanzensamen, Berlin 1890, pag. 43.
2) A. d. Saint Hilaire, Morphologie végétale 1840.
3) Baillon, Étude générale etc. pag. 191.

Caruncula als ein geschlossener Wulst, der aber noch Einschnürungen aufweist, wenn sie auch nicht mehr so ins Auge springen).

Es ist vielfach bei den Euphorbiaceen der Unterschied gemacht worden, dafs die einen eine Caruncula besitzen, die anderen nicht. Baillon meint, eine solche Unterscheidung sei nicht gerechtfertigt, denn das Organ, das man Caruncula heifst, sei bei allen zu finden, nur ist es eben bei den einen besser ausgebildet als bei den anderen; der Unterschied ist nur ein quantitativer: „Mais toutes les Euphorbiacees possident en réalité l'organe, qui hypertrophié, s'appelle une caroncule.“ [1]) Namentlich hat man den Phyllanthusarten den Besitz einer Caruncula abgesprochen. Aber die Entwicklung der Samenanlagen derselben beweist doch, dafs am äufseren Integument sich eine „Membrane assez épaisse, spongieuse, demi-charnue“ bildet, die sich am reifen Samen durch ihre oft orangerote Farbe auffällig macht. Es zeigt auch in der Tat die Untersuchung der Phyllantusarten das charakteristische Teilungsgewebe (in der Nähe des Exostoms) am äufseren Integument. Was Baillon über Hippomane, Cremophyllum, Stillingia und Acalyphaarten anführt, konnte leider wegen mangelnden Materials nicht kontrolliert werden.

Die Formen der Caruncula sind wohl bei den einzelnen Arten konstant, wechseln aber sehr bei den verschiedenen Gattungen, selbst innerhalb einer Gattung (vgl. z. B. das über die Caruncula von Euph. heterophylla Gesagte). Da es sich aber bei den Untersuchungen vor allem um entwicklungsgeschichtliche, physiologische und biologische Eigentümlichkeiten handelte, sei bezüglich der Formen auf die Monographie der Euphorbiaceen von Baillon [2]) hingewiesen.

Was die Stellung der Caruncula an der Samenanlage betrifft, so bildet die Caruncula von der ersten Zeit ihrer Entwicklung an einen im allgemeinen etwa ringförmigen [3]) Wulst um die Mikropyle. Der innerhalb des Wulstes liegende Kanal liegt in der Längsachse der Samenanlage.

Mit eingetretener Befruchtung ändert sich aber die Stellung des Organs. Es beginnt eine auffallend rasche Anschwellung desselben einzutreten, der Kanal schliefst sich, von der Rückenseite der Samenanlage schiebt sich das äufsere Integument über die Mikropyle her und die Caruncula wird dadurch mehr auf die Bauchseite verlagert. Mit ihrem breitesten Umfang legt sie sich an die Wandungen der

1) Baillon, Étude gén. etc. pag. 192.
2) Baillon, Étude générale etc. pag. 191 ff.
3) Auf der Bauchseite etwas eingebuchtet!

Fruchthöhlung an und liegt schliefslich keilförmig zwischen Placenta und dem oberen Teile des Samens auf dem Funiculus mit ihrem unteren Teile. Baillon hat schon gemeint, die Caruncula trage durch diese Lage dazu bei, dafs die Trennung des Samens von Funiculus erleichtert werde. Tatsächlich füllt die Caruncula bei eingetretener Samenreife den Raum zwischen Placenta und dem oberen Teil des Samens aus und wenn man reife frische Samen der Länge nach durchschneidet, kann man leicht erkennen, wie die Caruncula tatsächlich wie ein Keil sich einzwängt und durch die Spannung eine Lösung des Samens von der Placenta ermöglicht bezw. erleichtert.

Wir dürfen nicht vergessen, dafs viele Wolfsmilchgewächse zu der Gruppe gehören, die Schleuderfrüchte haben. Es spaltet sich in der Regel die Fruchtwand jedes Samenfaches von oben nach unten, in dem in der Mitte derselben von obenher ein Rifs entsteht und die Samen werden mit ziemlicher Gewalt herausgeschleudert. Man kann das sehr leicht beobachten bei unseren einheimischen Euphorbiaarten, bei Mercurialis, auch bei Ricinus usw. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir auch der Caruncula einen Teil der Gewalt, mit welcher die Samen herausgeschleudert werden, zuschreiben. Dieses Herausspringen der Samen ward schon lange beobachtet. Schon der alte Hieronymus Tragus (Bock) nennt die Euphorbia Lathyris „Springkraut“ und sagt: „Sobald die Nüfslein dürr werden, springen sie mit eim Knall von der Sonnenhitz auff, als die Schotten an den Pfrimmen [1].“ Ludwig schreibt [2]:

„Bei Hura crepitans aus dem tropischen Afrika springen die grofsen, flachgedrückten, kugeligen, vielrippig gefurchten, holzigen, zweiklappigen Kapseln mit einem deutlichen Knall auf, wobei ihre linsenförmigen ca. 7 g schweren Samen bis 14 m fortgeschleudert werden [2].“

Auch andere Wolfsmilchgewächse wie Hyaenanthe, Mercurialis, Boliospermum, Ricinus, Euphorbiaarten haben Schleuderfrüchte. Bei den Euphorbiaarten wird nach Hildebrandt durch das von oben her geschehene Aufreifsen der Kapselklappen ein Druck auf die von ihnen eingeschlossenen Samen von unten her geübt, der diese wegschleudert [3]. Daraus erklärt sich auch das Verwildern von E. Lathyris, marginata etc.

---

1) Huth, Systematische Übersicht der Pflanzen mit Schleuderfrüchten. Berlin 1890.

2) Ludwig, Biologie der Pflanzen pag. 335.

3) Ludwig, a. a. O. pag. 335.

Wenn Ludwig den Umstand, dafs die Samen dieser Pflanzen weit weggeschleudert werden, der Konstruktion der Fruchtklappen zuschreibt, so weist dem gegenüber Kerner v. Marilaun[1]) darauf hin, dafs „der Stofs, welchen die Samen infolge der schraubigen Drehung der Fruchtklappen erfahren, noch durch verschiedene andere Einrichtungen unterstützt wird, deren ausführliche Schilderung hier zu weit führen würde".

Meiner Ansicht nach trägt, wie schon bemerkt, wohl auch die Caruncula etwas dazu bei, dafs die Wurfweite eine verhältnismäfsig bedeutende ist[2]).

So wenig auch bei Phyllanthus, Dalechampia die Caruncula entwickelt ist, so dürfte doch auch dieser äufserst kleinen Samenschwiele die Bedeutung für die Loslösung der Samen von der Placenta nicht abzusprechen sein, da sie ihrer Lage nach (gegen die Bauchseite hin verschoben) doch als Keil wirken dürfte. Für ein Fortschleudern der Samen kommt sie wohl nicht in Betracht; vielleicht hängt die Kleinheit des Organs damit zusammen. Auffallend ist bei Phyllanthus die Färbung der Samenschwiele, sie ist oft intensiv orange, bei manchen Arten gelblichweifs gefärbt. Auffallende Farben dienen nach der gewöhnlichen Annahme zur Anlockung von Tieren. Ob tatsächlich Tiere bei Verbreitung der Samen der Phyllanthusarten beteiligt sind, könnte nur an Ort und Stelle nachgewiesen werden.

Wir kommen hier zur Besprechung der Frage, ob die Caruncula nicht etwa zur Verbreitung der Samen diene? Ludwig erwähnt in seiner Biologie[3]), dafs besonders Samen mit grofser Nabelschwiele von Ameisen etc. eingetragen werden, darunter gehören auch viele Euphorbiaarten. Tatsache ist, dafs die Ameisen die Caruncula abfressen, die Samen aber oftmals liegen lassen[4]). Dadurch wird die Keimkraft der Samen nicht beeinträchtigt. Von Samen, die ihrer Caruncula beraubt worden waren, keimten mehr als zwei Drittel, von Samen mit Caruncula ca. $^4/_7$ unter denselben Verhältnissen in derselben Zeit. Einen Einflufs auf die Keimfähigkeit dürfte also die Caruncula kaum ausüben. Dagegen scheinen namentlich Ameisen die

---

1) Kerner, Pflanzenleben 2. Bd. 1. Aufl. 1891 pag. 775.

2) Zumal, wenn man bedenkt, dafs der Querschnitt der Caruncula senkrecht zur gewölbten Fruchtwand steht!

3) Ludwig a. a. O. pag. 377.

4) Verschiedene Arten von Ameisen verhalten sich verschieden. Ich machte die Beobachtung, dafs Formica rufa die Caruncula abfrifst, die Samen selbst aber nicht fortschleppt.

Samen der Euphorbiaceen aufzusuchen, um sich an deren Caruncula gütlich zu tun. Insbesondere ist es die Rasenameise (Tetramorium caespitum), welche Samen mit grofser Samen- und Nabelschwiele in die Erdlöcher schleppt, darunter auch die Samen der Arten von Euphorbia. Dafs es nur die fleischige Caruncula ist, welche sie anlockt, ist zweifellos. Bleiben verschleppte Samen auf dem Wege der Ameisen liegen, so wird doch die Caruncula abgefressen.

Dafs übrigens viele Euphorbiaceen zu den myrmecophilen Pflanzen gehören, sei nur nebenbei bemerkt. Delpino[1]) zählt schon 482 Arten in zwei Gattungen auf, welche den Ameisen Wohnung gewähren. Auch Schimper rechnet unter die myrmecophilen Pflanzen besonders: Croton, Sapium, Alchornea usw. Ludwig selbst[2]) bemerkt, dafs zu diesen myrmecophilen Pflanzen bei uns in Europa zu zählen sei: Crozophora tinctoria.

Zucker oder ähnliche Stoffe konnten in der Caruncula mit den gebräuchlichen Reaktionen nicht nachgewiesen werden, was freilich noch nicht für die Abwesenheit dieser Stoffe spricht. Stärke ist in der fertigen Caruncula nicht vorhanden.

Obturator und Nucellusverlängerung.

Wie die angestellten Untersuchungen ergaben, fehlt der Obturator bei keiner der beschriebenen Euphorbiaceen, dagegen ist seine Gestalt bei den einzelnen Gattungen sehr verschieden.

Schon Mirbel hat die Wahrnehmung gemacht, dafs die Samenanlagen der Euphorbiaceen zur Zeit der Befruchtung bedeckt seien von einem sonderbaren Gewebe; er bezeichnet es als einen „Hut, der sich im Innenwinkel des Fachs des Fruchtknotens entwickelt und dann weiter ausbildet.“ [3]) Brongniart weist ebenfalls in seiner Schrift: „Zeugung des Pflanzenembryo“ [4]) darauf hin, dafs bei Ricinus sich ein eigentümliches Gewebe findet, „das man leicht bemerkt, indem es orangegelb gefärbt ist und im Ovarium in eine Art Schwiele oder in einem Warzenbüschel endigt, der, wie das Zellgewebe der Narbe, eine schöne rote Farbe hat und unmittelbar die Öffnung der Eyhäute bedeckt.“ Aus seinen Zeichnungen ist schon deutlich zu er-

1) Delpino, Funzione mirmecotia nel regno vegetale, Bologna 1886—89. Vgl. Ludwig a. a. O. pag. 244.

2) Ludwig a. a. O. pag. 247.

3) H. Mirbel in R. Browns vermischten botanischen Schriften übersetzt von Esenbeck Bd. IV, pag. 529 und Taf. V Fig. 12—15 Euphorbia Lathyris.

4) R. Browns vermischte botanische Schriften Bd. IV. pag. 234f; vgl. auch daselbst Tafel II, Fig. 48, Tafel III, Fig. 54, 57.

sehen, dafs er Obturator und Caruncula wohl von einander unterschied, auch scheint er nach Fig. 54 (dortselbst) beide Gewebe als von einander in der Entwicklung unabhängig angesehen zu haben; jedenfalls hat er (der Zeichnung 57 nach zu schliefsen) wohl beobachtet, dafs das Obturatorgewebe (nach ihm tissu conducteur) am reifen Samen geschwunden ist bis auf einen kleinen Wulst an der Placenta. Er macht bei seiner Erklärung zu Fig. 54 Tafel III a. a. O.[1]) bezeichnenderweise den Unterschied zwischen 1. Narbenwarzen, 2. darunterliegendem Fasergewebe, welches das leitende Zellgewebe der Narbe begleitet, 3. leitendem Zellgewebe; 4. Warze, welche dies Gewebe in der Höhle des Fruchtknotens, der Öffnung der Eyhäute gegenüber, begrenzt. Letztere (Warze) ist nichts anderes als das Obturatorgewebe, wie sich klar aus der Figur ergibt.

Baillon hat auf Grund der Wahrnehmung Mirbels[2]) („In dem Fruchtknoten der Euphorbiaceen findet man eine kleine Mütze in Gestalt eines Löschhütchens . . .") diese eigentümlichen Gewebe bei den Euphorbiaceen eingehend untersucht und fafst das Ergebnis seiner Arbeit in dem Satz zusammen: „C'est, comme l'on sait, dans ces plantes, une sorte de petit chapeau en forme de cloche, qui vient s'appliquer par sa base sur la micropyle, dont les bords saillent coiffants le sommet de l'ovule, et qui, du centre de sa base envoie un prolongement dans l'exostome. . . ."

Auch seiner Beobachtung entging es nicht, dafs dies Gewebe nach der Befruchtung schwindet, ohne aber völlig zu verschwinden, indem ein Rest des Obturators als kleines Höckerchen an der Placenta übrig bleibt. Wenn er dies Organ übrigens als „un petit chapeau" bezeichnet, so will er diesen Namen damit nicht als einen entsprechenden vorschlagen, denn seine Untersuchungen ergaben, dafs diese Form nicht bei allen Arten der Familie der Euphorbiaceen zu finden sei; er weist darum auch die Benennung „chapeau de tissu conducteur" zurück und schlägt den Namen „obturateur" vor. Aber auch gegen diesen Namen liefse sich manches vorbringen, denn es ist nicht abzusehen, wie man ein Organ mit dieser Bezeichnung belegen kann, das in so vielen Fällen, weil es die Mikropyle nie erreicht, gar nicht die Funktion haben kann, dieselbe zu verstopfen (obturare) oder auszufüllen. Doch wollen wir den einmal seit Baillon

1) Brongniart, R. Browns verm. bot. Schr. Bd. IV pag. 317, übersetzt von Esenbeck.

2) R. Browns verm. bot. Schr. Bd. IV pag. 529 f.

3) Baillon, Étude générale, pag. 167 ff.

gebräuchlichen Namen beibehalten und wenn wir eine Erklärung für den Begriff „obturateur" geben wollen, so haben wir ihn zu bezeichnen als ein Zellgewebe, das sich zwischen Placenta und Mikropyle, resp. Nucellusspitze einschaltet.

Charakteristisch ist dasselbe nicht blofs für die Euphorbiaceen, die desselben nie ermangeln, es weisen eine Reihe anderer Pflanzen ein ganz ähnliches Gewebe auf. So hat bei Linum perenne Payer[1]) ein ähnliches Organ gefunden und eingehend beschrieben. Einen sicheren Schlufs auf die Bedeutung dieses Gewebes hat aber weder er noch Baillon gemacht.

Wie Baillon schon erwähnt, war man geneigt, den Obturator als eine metamorphisierte Samenanlage anzusehen, daher auch der Name „hétérovule" dafür aufgestellt wurde.[2]) Er erklärt aber diese Bezeichnung für nicht annehmbar, weil, wie er meint, damit der Anschein erweckt werde, als ob dies Organ eine verkümmerte Eianlage sei (ovule aborté et deformé).[3]) Er selbst hat also diese Meinung nicht geteilt, dafs der Obturator einer solchen verkümmerten Samenanlage entspreche. Da mir die Quelle obiger Vermutung nicht bekannt ist, kann ich auch die Gründe nicht würdigen, welche für diese Annahme sprechen sollten. Wir haben es aber tatsächlich nicht mit einer verkümmerten Eianlage zu tun. Wäre eine solche Verkümmerung oder Metamorphose eingetreten, so müfste doch unter den vielen untersuchten Samenanlagen und deren Obturatoren das eine- oder das anderemal ein Anhaltspunkt sich gefunden haben, woraus zu schliefsen wäre, dafs eine solche Veränderung tatsächlich vorliege. Man sollte dann meinen, dafs irgend einmal vielleicht eine solche verkümmerte Samenanlage der ursprünglichen Anlage gemäfs sich entwickle oder doch ein- oder das anderemal die Anfänge einer Samenanlage aufweise.

Weist man für die Behauptung, im Obturator eine solche umgeänderte Samenanlage vor sich zu haben, darauf hin, dafs das Normale zwei Samenanlagen in jedem Fruchtfache wären, so ist demgegenüber die Tatsache zu bedenken, dafs die Phyllantusarten wirklich zwei solcher Anlagen in jedem Fache besitzen, trotzdem aber noch ein Obturator, der beiden gemeinsam ist, vorhanden ist. Bei anderen Phyllanthoideen hat jede Samenanlage ihren eigenen Obturator.

Die Stellung des Obturators oberhalb des Funicules kann ebenfalls keinen Beweis bilden für die obige Behauptung. Es wurde bei

---

1) Payer, Traité du organogénie des fleurs pag. 522.
2) Baillon gibt keinen Autor hiefür an.
3) Baillon a. a. O. pag. 167.

Besprechung der Entwicklung des Obturators von Euphorbiaarten darauf hingewiesen, dafs die Eianlage bereits beträchtlich entwickelt ist, wenn die Anfänge des Obturatorgewebes sich zeigen. Derselbe hängt immer mit beträchtlich breiter Basis mit der Placenta zusammen, während die Samenanlage mittels des viel weniger umfangreichen Funiculus angeheftet ist. Der Obturator legt sich auch nicht als einheitliches Gewebe an, sondern verschmilzt aus zwei in den ersten Anfängen getrennten Teilen erst später zu einem einheitlichen Organ.

Wir haben unter dem Obturator nicht ein metamorphisiertes Eichen, sondern ein neugebildetes Gewebe zu verstehen. Diese Meinung vertritt auch Capus[1]) und weist die Ansicht ab, als sei der Obturator eine Samenanlage, die verkümmert oder metamorphisiert ist.

Wir haben im Obturator ein Organ zu sehen, das neugebildet ist und den Charakter eines Leitungsgewebes besitzt. Das wird klar, wenn man bedenkt, dafs bei der Anheftungsart der Samenanlagen bei den Euphorbiaceen ein solches Gewebe als unbedingt nötig erscheint.

Bei solchen Samenanlagen, deren Mikropyle direkt unter der Stelle liegt, wo der Pollenschlauch ins Fruchtfach eintritt, bedarf es keiner besonderen Leitgewebe für den Pollenschlauch. Anders liegt die Sache da, wo die Mikropyle von dieser Stelle abseits liegt.

Bei den Euphorbiaceen hängen die Samenanlagen anatrop und epitrop im Samenfach; die Mikropyle ist etwas nach aufsen gegen die Fruchtwand hin gewendet. Der Griffel ist meist deutlich vorhanden (bei Mercurialis allerdings sehr kurz), die Narbe mit Schleimzellen ausgekleidet, ähnlich wie der Griffelkanal. Im Griffelkanal sind diese Zellen vielfach langgestreckt und mittels der gewöhnlichen Reaktionen leicht als Schleimzellen nachweisbar. Dies stimmt ja auch mit dem überein, was Behrends[2]) bezüglich der Narbe und des Griffels angibt.

Der Pollenschlauch findet also hier ein charakteristisches Leitgewebe vor. Die Epidermiszellen der Placenta sezernieren ebenfalls eine schleimige Flüssigkeit, in einzelnen Fällen (Euph. helioscopia) tritt auch Stärke in ihnen auf, die später wieder aufgelöst wird. Schon Dalmer[3]) hat den Schlufs gezogen: „Ich gelange nach alledem zu der Auffassung, dafs die Pollenschläuche in einem von der

1) Capus, Anatomie du tissu conducteur. Annal. des sc. bot. 6. Sér. VII. tom. 1878 p. 226.

2) Behrends, Anatomie der Narbe und des Griffels pag. 28.

3) Dr. Dalmer, Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen p. 30.

Narbe bis zur Mikropyle gebildeten Sekret wachsen, aus dem sie wie aus einer Zuckerlösung ihre Nährstoffe beziehen. Das Sekret wird vom Leitgewebe gebildet, dessen Zellen sowohl hinsichtlich ihrer Form als hinsichtlich ihres Inhaltes diejenigen Eigenschaften besitzen, welche den zelligen Elementen bekannter Sekretionsorgane, z. B. der Nektarien eigentümlich."

Durch dieses Leitungsgewebe im Griffel wird der Pollenschlauch auf die Placenta dirigiert, wo ebenfalls gewisse Zellgruppen als Leitgewebe ausgebildet sind. Bei den Euphorbiaceen ist nun aber der Abstand der Mikropyle von der Placenta ein beträchtlicher und es kann darum nicht Wunder nehmen, wenn sich hier ein besonderes Gewebe vorfindet, das die Verbindung zwischen Placenta und Mikropyle herstellt; dieses Gewebe ist der Obturator.

Behrends[1]) hat bezüglich des Leitgewebes für die Pollenschläuche die Ansicht ausgesprochen: „Das Leitungsgewebe scheint eine im Pflanzengriffel weitverbreitete Gewebeform zu sein, wo es fehlt, treten andere Zellen und Zellkomplexe vertretend an seine Stelle." Für das Griffelleitgewebe konstatierte er: „Der Zusammenhang des Gewebes ist ein sehr lockerer; so können wir für das Leitungsgewebe auf der Placenta und innerhalb des Fruchtknotens ganz ähnliches nachweisen." „Das Durchwachsen[2]) des Pollenschlauches durch das Narbengewebe wird erleichtert dadurch, dafs das Narbengewebe sehr lockeren Zusammenhang hat, sich schon durch sehr schwache Macerationsmittel, bisweilen sogar durch destilliertes Wasser, leicht in die einzelnen Längsreihen auflöst und so in hervorragender Weise geeignet ist, das Durchwachsen des Pollenschlauches zu erleichtern; aufserdem sind aber auch die Längsreihen sehr elastisch, werden so dem Pollenschlauch angedrückt, so dafs dieser, einmal eingedrungen, vor äufseren Einflüssen geschützt ist."

Vergleichen wir die Eigenschaften des Obturatorgewebes mit den von Behrends für das Leitungsgewebe des Griffels usw. angeführten Eigenschaften, so ergibt sich die Rolle des Obturators als ebensolches Leitgewebe aus der Betrachtung, einmal: dafs der Obturator nur die Fortsetzung des Leitgewebes in der Placenta ist, ferner dafs die Zellen in ihrer Anordnung sowohl als ihrer Beschaffenheit sich als Leitgewebezellen charakterisieren. Die im Kern des Obturators liegenden Zellen sind sehr dünnwandig, meist in Reihen angeordnet und so orientiert, dafs sie die Fortsetzung des Leitgewebes

1) Behrends a. a. O. p. 19.

2) Behrends a. a. O. p. 36.

in die Mikropyle hinein resp. bis zur Nucellusverlängerung ohne weiteres bilden.

Der beste und sicherste Beweis für die Behauptung: „der Obturator ist Leitgewebe für den Pollenschlauch und hat die Aufgabe, denselben auf den Nucellus zu dirigieren“, ist dann gegeben, wenn tatsächlich Pollenschläuche im Obturator nachgewiesen werden.

Was schon Behrends bedauert hat: „Leider besitzen wir bis jetzt kein gutes Reagens, um den Pollenschlauch im Narbengewebe sichtbar zu machen, woher es denn kommt, dafs man nur selten und zwar bei sehr dünnen glücklichen Schnitten den Schlauch deutlich wahrnimmt“, das gilt auch für die gemachten Untersuchungen. Dazu kommt, dafs die Obturatorschläuche viele Ähnlichkeit mit Pollenschläuchen besitzen.

Dennoch ist es bei einzelnen Schnitten gelungen, Stücke von Pollenschläuchen im Obturatorgewebe nachzuweisen. Es gelang dies mittels der gewöhnlichen Farbstoffe (Jodgrünfuchsin, Hämatoxylin) bei einem bestimmten Grade der Einwirkung. Es hatten sich die Obturatorzellen kaum, die Pollenschläuche ziemlich stark gefärbt, wiesen in diesem Zustande auch einen mehr lichtbrechenden Inhalt auf. Da der Grad der Einwirkung der Farbstoffe sich änderte je nach dem Alter der Samenanlagen, der Art usw., so blieb es immer dem Zufall mehr oder weniger überlassen, dafs die Pollenschläuche charakteristisch hervortraten (vgl. Fig. 5 von Euph. myrsinitis, Manihot 18, Dalechampia 19 usw.). Diese wenigen Befunde lassen aber immerhin keinen Zweifel übrig, dafs wir im Obturator ein Leitgewebe zu sehen haben.

Bei den Euphorbiaceen mufs wegen der Anlage der Mikropyle (nach aufsen und oben) ein solches Gewebe geradezu gefordert werden, es würde ja der durch die Placenta gewachsene Pollenschlauch, im Fruchtknoten angelangt, geradezu in der Luft hängen. Auch Capus hat folgerichtig ihm diese Funktion eines Leitgewebes zugeschrieben, und er sagt über den Obturator bei Euph. myrsinitis:[1]) „Une disposition tout à fait analogue (wie bei Syringa vulgaris) existe dans l'Euphorbia myrsinitis. Les ovules anatropes pendants sont surmontés de véritables coussinets de tissu conducteur, qui recouvrent le micropyle.“ Tatsächlich wurden auch aufserhalb des Obturators nie Pollenschläuche gefunden.

1) Capus, Anatomie du tissu conducteur. Ann. d. sc. nat. 6. sér. 7. tom. 1878 pag. 243.

Die Art und Weise, wie der Zweck als Leitgewebe erfüllt wird, ist verschieden, wir können besonders vier Fälle bei den untersuchten Euphorbiaceen unterscheiden:

I. Der Obturator ist sehr massig entwickelt, er umgibt den ganzen Oberteil der Samenanlage, drängt sich sogar eine kurze Strecke weit zwischen die Integumente und sendet einen besonderen den Pollenschlauch leitenden Zellstrang durch Exostom und Endostom auf den Nucellus. Damit steht in Zusammenhang der Umstand, daſs der Nucellus nur in eine verhältnismäſsig kurze Spitze verlängert ist; der Embryosack liegt im Nucellargewebe unterhalb der Spitze. Diesen Typus zeigen vor allem die Arten von Euphorbia, Poinsettia, Adelia, Ricinus.

II. Der Obturator stellt immerhin noch ein sehr ansehnliches Gewebe dar, erreicht aber nur noch den obersten Teil der Samenanlage. Oben und seitlich sind haarförmige Schläuche, die Oberseite weist eine rinnenförmige Einsenkung auf. Die Obturatorschläuche dringen meist nicht in die Mikropyle ein. Dafür ist aber der Nucellus in eine sehr lange Spitze ausgezogen, die aus der Mikropyle heraustritt und in mehr oder weniger scharfer Krümmung, gegen die Placenta zu, sich in die Rinne fest hineinlegt. Der Embryosack ist tief im Nucellus gelagert, die Nucellusspitze dient hier gleichfalls als Leitorgan für den Pollenschlauch. Diese Form findet sich bei den Phyllanthusarten, ferner bei Dalechampia, Croton, Codiaeum, Crozophora.

III. Ein dritter Typus zeigt uns, wie Obturator und Nucellusverlängerung direkt aufeinander zuwachsen. Kommen sie mit ihren Enden miteinander in Berührung, so tritt eine Verzapfung der Zellen ein, die schlieſslich zu einem scheinbar einheitlichen Gewebe übergeht, so daſs in späteren Stadien die Verwachsungsstelle nur schwer mehr zu finden ist. Diesen Typus zeigt Manihot.

IV. Es gibt auch Fälle, wo Obturator und Nucellusspitze nicht mehr direkt in Verbindung treten. Es muſs daher wieder ein Gewebe eingeschaltet werden, das den Pollenschlauch durch den Obturator bis zum Nucellus hinführt. Eine solche Einrichtung findet sich bei Mercurialis annua, wo das äuſsere Integument eine grubenförmige Vertiefung zeigt, in welche sich der Obturator hineinschmiegt. Durch die ganze Dicke des äuſseren Integuments bis zum Endostom, dessen äuſsere Grenze die Nucellusspitze erreicht, findet sich ein besonderes Gewebe von langgestreckten reihenweise angeordneten Zellen, die einen förmlichen Leitungsstrang für den Pollenschlauch bilden.

Der Zweck, den Pollenschlauch zur Mikropyle zu leiten, wird also auf verschiedene Weise erreicht. Abhängig ist das nicht nur vom Obturator, sondern auch der Nucellus ist dabei beteiligt. Wo der Obturator das Leitungsgeschäft bis in die Mikropyle hinein besorgt, ist der Nucellus nur mäfsig verlängert. Wo aber ein Hineindringen des Obturators in die Mikropyle nicht statthat, mufs der Nucellus die Mikropyle verlassen und die Verbindung mit dem Obturator suchen, was oft eine sehr beträchtliche Verlängerung zur Folge hat.

Dafs diese Verhältnisse bestehen, bis eine Befruchtung erfolgt, ist ohne weiteres anzunehmen. In der Tat hat auch der Obturator seine gröfste Entwicklung erreicht zur Zeit der Befruchtungsfähigkeit, wie auch in dieser Epoche die Nucellusspitze am besten ausgebildet ist. Es ist darum nicht verwunderlich, wenn wir sehen, dafs nach erfolgter Befruchtung mit zunehmendem Wachstum des Embryo und der ganzen Samenanlage ein Schwinden des Obturatorgewebes und der verlängerten Nucellusspitze auftritt.

Noch eine andere Bestimmung des Obturatorgewebes und der Nucellusverlängerung haben wir zu besprechen.

Der Weg, den der Pollenschlauch von der Narbe bis zum Nucellus zurückzulegen hat, ist ein ziemlich langer. Die Pollenkörner können wohl kaum so viel Nährstoffe enthalten, dafs das Wachstum des Pollenschlauches bis zur Eizelle ermöglicht wird. Schon von Amici[1]), der das Austreten eines Pollenschlauches aus dem Pollenkorn zuerst beobachtete, ist die Frage aufgeworfen worden, woher die Pollenschläuche ihr Material für ihr Wachstum bezögen, und er vertritt die Meinung, das zur Cellulosebildung nötige Material werde von ihnen aus dem Leitungsgewebe bezogen.

Van Tieghem[2]) machte Kulturversuche mit Pollenkörnern, die ergaben, dafs sie zwar Schläuche im Wasser treiben können, aber aufhören zu wachsen, sobald alle Reservestoffe des Pollenkorns aufgebraucht sind; dagegen gelang es ihm, in Zuckerlösung lange Schläuche zu kultivieren und die gleiche Intensität des Wachstums hervorzubringen, wie es im Griffel erreicht wird. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dafs Nährstoffe für den Pollenschlauch notwendig sind. Die Frage ist nur die, woher kommen diese Stoffe?

Amici vertritt schon die Ansicht, dafs das Leitungsgewebe sie liefere. Von der Narbe ist es schon seit längerer Zeit bekannt, dafs ihre Papillen eine klebrige Flüssigkeit sezernieren, über deren che-

1) Annal. des sc. nat. 1830.
2) Annal des sc. nat. bot. sér. 5, tom. XII 1869 pag. 314.

mische Zusammensetzung Behrends neuerdings folgendes angibt: „Die Anilinreaktion zeigt stets Schleimsubstanzen an, es ist wahrscheinlich, dafs amyloidartige Stoffe und das Collagen in ihr vorkommen. Auch scheinen Gummi und Zucker und andere Kohlehydrate nicht zu fehlen.“[1])

Auch Dalmer stellt sich auf den Standpunkt, den schon Capus vertreten hat, dafs das Leitgewebe die Nährstoffe liefere, und zwar geschieht dies durch Sekretion seitens der Epidermiszellen des Griffelkanals. Er fand ferner, dafs die Epidermiszellen der Placenta ebenfalls eine schleimige Flüssigkeit sezernieren, in welcher die Pollenschläuche bis zur Mikropyle hinwachsen, und auch das Auftreten von Stärke in den sezernierenden Zellen ist ihm nicht entgangen (bei Aristolochia Clematitis, Citrus aurantium, Euph. helioscopia etc.).

Sezernierende Zellen finden sich bei den Euphorbiaceen nicht blofs auf der Narbe, im Griffel, auf der Placenta, sondern auch im Obturatorgewebe vor, wie schon bei der Beschreibung der einzelnen Obturatoren angegeben worden. Besonders die zu langen Schläuchen ausgewachsenen Zellen, aber auch andere, oft nur papillenartig vorgewölbte Zellen sind dicht mit körnigem Inhalt angefüllt[2]) oder sie enthalten ölige Stoffe[3]) (les cellules sont remplies d'une goutelette d'huile sans granulations, ainsi que dans le Viola l'Euphorbia); meist sind es Schleimsubstanzen, wie die Reaktion mit Farbstoffen, besonders mit Rutheniumrot, ergab. Auch Stärkekörner fehlen zu Zeiten in manchen Zellen des Obturators nicht (Euph. helioscopia). Diese Anhäufung von Nährstoffen wäre ganz unbegreiflich, wenn der Obturator nur eine mechanische Funktion hätte. Damit, dafs derselbe auch zur Ernährung des Pollenschlauches dient, steht in Zusammenhang die Tatsache, dafs nach erfolgter Befruchtung das Gewebe zu schwinden beginnt; da aber die vom Pollenschlauch nicht mehr benötigten Reservestoffe anderweitig (zum Aufbau des Samens wohl) Verwendung finden, so geschieht dies Schwinden allmählich. Es werden vielleicht die Nährstoffe auf irgend eine Weise der reifenden Samenanlage zugeführt.

Auch die verlängerte Nucellusspitze hat, wie oben bemerkt, die Aufgabe eines Leitungsgewebes, sie mufs dieser Aufgabe um so mehr nachkommen, als der Embryosack ziemlich tief in den Nucellus eingelagert ist. („Die Embryosackanlage liegt hier [bei den Euphor-

1) Dalmer a. a. O. pag. 30.
2) Vgl. Botanical Gazette XXV, 1898, pag. 418.
3) Capus a. a. O. pag. 246.

biaceen: Euphorbia, Mercurialis] tief im Gewebe des Nucellus eingebettet, ähnlich wie das bei den Coniferen der Fall ist.")[1] In der Spitze des Nucellus wurden denn auch nicht selten Pollenschläuche gefunden. Auch hier war es wieder Baillon,[2]) der eingehend die Nucellarverlängerung der Euphorbiaceen untersucht hat.

Diese Verlängerung ist, wie das Obturatorgewebe, keine bleibende Erscheinung; sobald sich nach Anlage des Embryo die Testa bildet, schwindet die Nucellarspitze mit fortschreitendem Wachstum des Samens sehr rasch. Am reifen Samen deutet nichts mehr darauf hin. Auch diese Wahrnehmung wurde schon von Baillon gemacht, wenn er schreibt:

„Le nucelle des Euphorbiacées présente souvent des phénomènes singuliers d'accroissement temporaire exagéré, et son sommet prend un développement excessif, pendant une période passagère qui répond à la fécondation.“ Über das spätere Schicksal des verlängerten Nucellus gibt Baillon keinen Aufschluſs.

Die Untersuchungen bei Euphorbia etc. haben gezeigt, daſs mit zunehmendem Wachstum des Embryo die Zellen der Nucellarspitze eigentümliche Veränderungen aufweisen. Ihr Inhalt wird aufgebraucht (bei Manihot verschwindet die enorme Menge von Stärke ziemlich rasch), die Zellwände lösen sich auf und auch ihre Stoffe verschwinden. Nach der Befruchtung hat die Nucellarspitze ihre Bestimmung erfüllt und die hiefür aufgewendeten Stoffe dienen zum Wachstum der Samenanlage.

Von Crozophora tinctoria behauptet Baillon, daſs der spatelförmige Nucellusfortsatz erhalten bleibe und sich über die Mikropyle lege, so daſs er auch am reifen Samen als fleischiger Lappen nach auſsen wahrnehmbar ist. Es ist dieser Lappen aber nichts anderes als die aus dem äuſseren Integument entstandene Caruncula; die Nucellusverlängerung bleibt allerdings sehr lange erhalten, schwindet aber schlieſslich doch.

Übersicht.

Als Resultat der Untersuchungen ergibt sich folgendes:

1. Der Obturator entsteht aus zwei Teilen, die je dem Rande eines und desselben eingebogenen verwachsenen Fruchtblattes entspringen; durch Verwachsung beider Hälften im Verlauf der Ent-

1) Goebel, Entwicklungsgeschichte pag. 407.
2) Baillon a. a. O. pag. 164 ff.

wicklung entsteht ein einheitliches Organ. Dieses schiebt sich als Leitungsgewebe für den Pollenschlauch zwischen Placenta und Nucellus ein. Eine weitere Aufgabe kommt ihm dadurch zu, daſs es auch für die Ernährung des Pollenschlauch zu sorgen hat.

Beim reifen Samen (schon beim befruchteten) ist diese Funktion überflüssig geworden, daher schwindet der Obturator nach der Befruchtung allmählich bis auf eine kleine Stelle, wo er entspringt. Dieser wulstförmige Rest des Obturators gehört immer der Placenta an, nie dem Samen.

Der Obturator fehlt keiner der untersuchten Euphorbiaceen.

2. In direkter Korrelation zum Obturator steht der Nucellus. Nucellusspitze und Obturator treten bis nach erfolgter Befruchtung in innigste, meist direkte Verbindung.

Daher ist der Nucellus oft bedeutend verlängert. Teils tritt er mit dem Obturator in innige Berührung, teils verschmilzt er mit ihm völlig. Wo dies nicht der Fall ist, findet sich dazwischen ein eigenes Leitgewebe (Mercurialis).

Nach der Befruchtung, wo er auch als Leitgewebe für den Pollenschlauch gedient hat, schwindet auch die Nucellarverlängerung.

3. An der Basis des Nucellus findet sich meist Nährgewebe; am reifen Samen liegt der Öffnung in der Samenschale, wo vor deren Ausbildung das Gefäſsbündel eintrat, eine besondere Verschluſsplatte auf.

4. Die Caruncula gehört dem Samen an, findet sich völlig ausgebildet erst am reifen Samen; sie ist entstanden aus dem äuſseren Integument und dient zunächst zur Loslösung der Samen von der Placenta. Vielleicht vergröſsert sie auch die Kraft, mit der die Samen ausgeschleudert werden. Auch dient sie zur Verbreitung der Samen durch Tiere: Ameisen.

Die vorliegende Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institut zu München unter Leitung des Herrn Professors Dr. K. Goebel ausgeführt.

Für seine mir in liebenswürdigster Weise stets zuteil gewordene Unterstützung, sowie für die Beschaffung des nötigen Materials gestatte ich mir, meinem hochverehrten Lehrer meinen verbindlichsten Dank an dieser Stelle auszusprechen.

Berichtigung.

In der soeben erschienenen wertvollen und wichtigen Arbeit „Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzungsorgane der Cycadeen“[1]) (mit den darin ausgesprochenen morphologischen Ansichten bin ich selbst gröfstenteils von gleicher Meinung) erwähnt die Verfasserin, Miss Marie C. Stopes, kurz meine Ansichten über den morphologischen Wert und die damit verbundene Bündelstruktur des äufseren Samenfleisches von Cephalotaxus. Meine Beschreibung, welche möglicherweise an klarer Darstellung der Tatsachen etwas zu wünschen übrig läfst, hat die Verfasserin aber ganz entschieden mifsverstanden oder wenigstens, soweit ich aus ihrer Beschreibung entnommen habe, unrichtig dargestellt.

Wenn sie z. B. (pag. 475) sagt, dafs ich bei Cephalotaxus im äufseren Fleisch „zwei entgegengesetzt orientierte Bündel, jedes mit Centripetalxylem“ finde; wenn sie dann weiter diese Bündel mit „den zwei entgegengesetzt orientierten Bündeln von Encephalartos horridus, Cycas Beddomii u. a.“, vergleicht und in Struktur und Orientierung als ganz übereinstimmend mit den Bündeln dieser Pflanzen hervorhebt, so mufs ich das als eine entschieden falsche Darstellung der wirklichen Tatsachen bezeichnen. Denn bei den genannten Cycadeen laufen im äufseren Samenfleisch eine verschieden grofse Anzahl von Strängen. Jedes Bündel ist normal orientiert, d. h. mit seinem Xylem nach innen, seinem Phloëm nach aufsen gekehrt; im übrigen kommt oft an der äufseren Seite des Phloëms jedes Stranges ein kleineres, durch umgekehrte Orientierung gekennzeichnetes Leitbündel vor. Diese sind sicher die zwei entgegengesetzt orientierten Bündel, von denen die Verfasserin spricht. Doch im äufseren Samenfleisch von Cephalotaxus tritt eine ganz andere Erscheinung uns vor Augen. Hier finden wir nur zwei Bündel, von denen je eins auf der entgegengesetzten Seite des ganzen Samens situiert ist. Diese Bündel sind nicht, wie es bei denselben Strängen der Cycadeen der Fall ist, normal, sondern umgekehrt orientiert, d. h. mit äufserem Xylem. Auf der äufseren Seite des Protoxylems und zwar von letzterem etwas entfernt, liegt ein zweiter Protoxylemstrang, welcher deutlich den noch weiter nach aufsen ent-

1) Flora 93. Bd. (1904 pag. 435—482).

wickelten Tracheïden des Centripetalxylems angehört. Diese Struktur des gesamten Stranges ist, meiner Ansicht nach, durch unvollkommene Entwicklung eines ursprünglichen (d. h. bei den Vorfahren der Pflanze vorhandenen) konzentrischen Bündels hervorgerufen worden, wovon das ganze äufsere Phloëm und nur ein Teil des äufseren Xylems unterdrückt worden ist.

Allein in diesem Sinne darf man von zwei entgegengesetzt orientierten Bündeln bei Cephalotaxus sprechen.

Die ganz verschiedene Zusammensetzung der Stränge, welche wir bei Cephalotaxus, beziehungsweise bei den Cycadeen vorfinden, zusammen zu bringen und, wie Verfasserin es tut, miteinander zu vergleichen, kann nur aus einer Verwirrung oder aus einem Mifsverständnis der beschriebenen Tatsachen bei Cephalotaxus herrühren.

Im übrigen würde es mir niemals eingefallen sein, die Struktur des Bündels, z. B. von Encephalartos horridus in derselben Weise wie bei Cephalotaxus durch „die Einführung einer Ligula" zu erklären. An dieser Stelle lasse ich auch die Frage über den morphologischen Wert des Integuments bei diesen Gymnospermen lieber dahingestellt. Dieser kleine Irrtum der Verfasserin beeinflufst aber keineswegs meine allgemeine Wertschätzung der Arbeit.

Kew, England, 2. Dez. 1904.

W. C. Worsdell.

Literatur.

Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen. I. Band. G. Fischer, Jena. Mk. 14.

Hier hat einmal der rechte Mann das rechte Buch geschrieben! Eine moderne Biochemie der Pflanzen kann weder ein Chemiker, noch ein Botaniker schreiben noch ein Tierphysiolog chemischer Richtung — sondern nur ein Gelehrter, der auf allen drei Gebieten zu Hause und erfolgreich tätig ist. Das ist Czapek, und deshalb ist sein Buch ein gutes geworden.

Man kann die Sache von sehr verschiedenen Seiten anpacken, von der historischen, von der kritischen oder der referierenden. Bei einem Gebiete, das mehr oder weniger vorläufig abgeschlossen ist oder das man wenigstens in wesentlichen Teilen übersieht, mag eine kritische Darstellung wohl am Platze sein. Wenn ein kritischer Geist sie verfafst, wird man sie gern lesen. Aber sie ist doch meist stark einseitig und subjektiv gefärbt und mufs es auch sein. Bei Gebieten wie die Biochemie, bei der παντα ρει, sind Sammelreferate viel mehr am Platze, denn noch können wir ja nicht übersehen, welche Beobachtung hier wichtig werden kann. Auf die Bedeutung z. B. der Enzyme, der Cholesterine u. a. für den Stoffwechsel der Zelle sind wir erst in neuerer Zeit aufmerksam geworden. Greift man zu einem Handbuche der Art wie das vorliegende, so will man zu allererst wissen, was in dem Kapitel, über das man sich zu orientieren wünscht, überhaupt gearbeitet wurde, nicht was der Autor über die Sache denkt. Man sucht einen Wegweiser zu den Quellen, eine möglichst vollständige Aufzählung der Arbeiten — auch der kleineren — und eine klare Darstellung des Sichergestellten. Ein solches Sammelreferat soll natürlich nicht ein unkritisches Sammelsurium sein, es mufs auch mit Kritik geschrieben sein. Aber ein gutes Sammelreferat ist viel wertvoller als eine Darstellung der Ansichten des Autors.

So hat Czapek die Aufgabe aufgefafst. Er hält mit seiner Ansicht zurück und läfst zunächst die Arbeiten für sich selbst sprechen. Wo nötig, spricht er sich, nachdem er über eine Arbeit referiert hat, auch gelegentlich kritisch aus, aber nur dort, wo es eben nötig ist. Das ganze Buch ist eine Serie ausgezeichneter Sammelreferate, aus einem gemeinsamen Gesichtspunkte verfafst.

Durchmustert man die einzelnen Kapitel, so fällt zunächst die grofse Gleichmäfsigkeit in der Bearbeitung auf. Der Verf. hat alle Abschnitte mit der gleichen Ausführlichkeit behandelt und sich nicht von Liebhabereien leiten lassen. Ganz besonders aber ist hervorzuheben, dafs mit einem bewundernswürdigen Fleifse das gesamte Tatsachenmaterial, was dem Verf. erreichbar war, zusammengetragen wurde. Das gilt allerdings mit einigen Einschränkungen. So sind die pharmazeutischen Journale des Auslandes (z. B. Frankreichs und Amerikas) nicht ganz vollständig berücksichtigt und die ältere Literatur, etwa vor Berzelius, wenig oder gar nicht. Das erstere mag daher rühren, dafs es bei der starken Zersplitterung der Literatur über phytochemische Fragen schwer ist alles zu finden. Aber in der Literatur vor Berzelius ist doch gar manches enthalten, was man der

Vergessenheit entreifsen sollte. Czapek steht aber mit beiden Beinen in der Moderne. Nun — das ist auch ein Standpunkt.

Ich habe im Laufe der letzten Wochen das Buch fast täglich aufgeschlagen, aber in nahezu allen Fällen Antwort erhalten.

Merkwürdigerweise sind, obwohl gerade das schwierige Kapitel Chlorophyll sehr ausführlich und klar behandelt ist, nirgends korrekte Angaben über das Absorptionsspektrum des Chlorophylls, d. h. eines Blattauszuges unmittelbar nach der Extraktion zu finden, die sich auf die neuen Ermittelungen stützen. Ich will daher im folgenden die Resultate der letzteren in einer Tabelle und einem Resumé zusammenstellen.

	I	II	III	IV	1	2	3	V	(1)
Chlorophyll	670—640	620—600	583—560	535—527	—	—	—	425—398	—
(Xantho-) Carotin	—	—	—	—	487—470	457—439	429—417	—	—
Xanthophyll	—	—	—	—	—	—	—	—	End-absorption des Ultra-violett

Chlorophyll. Zuerst erscheint das Band V des Chlorophylls. Dasselbe ist noch in einer aufserordentlich verdünnten, bereits farblos erscheinenden Lösung sichtbar, aber nur mit Hilfe des Quarzspektrographen sichtbar zu machen. Ohne diesen erscheint es als Endabsorption. Es stimmt in seiner Lage mit dem Soret-schen Blutbande überein. (Tschirch, Ber. d. bot. Ges. 1896.) Es bestätigt auf spektralanalytischem Wege die auf chemischem ermittelte Zusammengehörigkeit von Chlorophyll und Blutfarbstoff. Bei steigender Schichtendicke dehnt es sich nach beiden Seiten aus und liegt schliefslich zwischen G und M (Mitte: H K). Sobald die Lösung lichtgrün ist, erscheint Band I, das dunkelste der Bänder der weniger brechbaren Spektrumshälfte, und bei steigender Schichtendicke dann Band II und III, die etwa gleich dunkel sind. Erst sehr viel später tritt dann Band IV hervor, das schmal und sehr matt ist. Es gehört nicht Verunreinigungen an, denn es ist auch im Blattspektrum sichtbar (Tschirch, Unters. über das Chlorophyll 1884 Taf. 8 Fig. 35).

Xanthophyll: Zeigt nur langsam nach Rot vorrückende Endabsorption des Ultraviolett, die aber schon in sehr verdünnter Lösung hervortritt (mit dem Quarzspektrographen bis T verfolgt).

(Xantho-)Carotin: Die Bänder sind schon in sehr verdünnter Lösung sichtbar, ganz deutlich aber auch nur mit dem Quarzspektrographen zu machen. Band 1 ist das dunkelste, etwa ebenso dunkel oder wenig heller ist 2 (bisweilen erscheint umgekehrt 2 dunkler als 1), beträchtlich matter ist 3. Sie fliefsen bei Erhöhung der Schichtendicke bald zu einem breiten Bande zusammen.

Da, wenn Band I des Chlorophylls erscheint, Band V und die Endabsorption (1) des Xanthophylls schon stark nach Roth über G hinaus verbreitert sind, greifen sie über Band 2 und 3 des Xantho-Carotins hinüber. Von ca. 450 an liegen also gegen das Ultraviolett hin 3 Spektren übereinander. Im Blattspektrum erscheint daher aufser den Chlorophyllbändern in der weniger brechbaren Spektrumshälfte nur Band 1 des Xanthocarotins deutlich.

Der vorliegende I. Band der Biochemie umfafst folgende Kapitel: Geschichtliche Einleitung. Das Substrat der chemischen Vorgänge im lebenden Organismus. Die chemischen Reaktionen im lebenden Pflanzenorganismus. Das Reservefett der Samen. Die Resorption der Fette bei der Samenkeimung. Die Fettbildung bei reifenden Samen und Früchten. Reservefett in Achsenorganen und Laubblättern. Fett als Reservestoff bei Thallophyten etc. Die pflanzlichen Lecithine. Phytosterin und Verwandtes. Die Produktion von Wachs. Die pflanzlichen Zuckerarten. Der Kohlenhydratstoffwechsel der Pilze. Der Kohlenhydratstoffwechsel von Samen, unterirdischen Speicherorganen, Sprofsorganen, Laubknospen, Laubblättern, Fortpflanzungszellen, phanerogamen Parasiten und Saprophyten und Algen. Sekretion von Zucker und Kohlenhydraten. Kohlensäureverarbeitung und Zuckersynthese im Chlorophyllkorn. Das Zellhautgerüst der Pflanzen.

Schon aus dieser Inhaltsübersicht geht hervor, dafs Czapek die physiologischen Gesichtspunkte in den Vordergrund stellt. Das tritt noch deutlicher in der historischen Einleitung an den Tag, die keineswegs eine geschichtliche Darstellung der Entwicklung der Phytochemie überhaupt bringt. Diesem Tatbestande trägt denn auch der Titel „Biochemie", den ich glücklich gewählt finde, Rechnung. „Phytochemie" oder „Pflanzenstoff" würde nicht das Rechte treffen.

Das Buch wird sich bald in den Händen aller Phytochemiker und Physiologen befinden. Tschirch.

Halacsy, E., Conspectus Florae Graecae. Vol. III, Fasc. 1 und 2. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig 1904.

Mit dem mittlerweile erschienenen ersten und zweiten Faszikel des dritten Bandes, welcher den Schlufs der Phanerogamen und die Gefäfskryptogamen enthält, liegt das grofse Florenwerk nun fertig vor. Die Bearbeitung ist dieselbe vorzügliche in bezug auf kurze, scharfe Diagnosen sowie auf Vollständigkeit der Literaturangaben und Standortsangaben. Bezüglich der Umgrenzung der Arten werden viele mit dem Verf. nicht übereinstimmen. Auch die Nomenklatur entspricht in manchen Fällen nicht den allgemein anerkannten Anforderungen.

Dem zweiten Hefte des dritten Bandes ist ein allgemeiner Teil beigefügt. In diesem ist zunächst die benützte Literatur, also besonders die Quellen der griechischen Flora, ausführlich aufgezählt. Ferner behandelt Verf., der lateinischen Sprache sich bedienend, die Grenzen des behandelten Gebietes. Die Bodenbeschaffenheit des Landes, besonders die einzelnen Gebirgsstöcke, werden geschildert und die Höhe der wichtigsten Berge angegeben. Dann folgen die Beschreibungen der Flufssysteme, Seen, Sümpfe usw., eine kurze geognostische Beschreibung sowie Angaben über die klimatischen Verhältnisse. Ausführlicher werden zum Schlufs die Vegetationsregionen beschrieben und für jede Region und deren Unterabteilungen die wichtigsten Charakterpflanzen angeführt. Die untere Region, welche wiederum in neun Formationen geteilt wird, erstreckt sich bis etwa 1000 m. Die sich daran schliefsende montane und subalpine Region, in der vier Formationen unterschieden werden, erstreckt sich bis etwa 1500—1800 m. Die über diese Höhe hinausreichenden Gipfel gehören der alpinen Region an.

Das Werk bildet einen der wichtigsten Beiträge zur Kenntnis der Mittelmeerflora. Es ist um so wertvoller, da seit 1810 keine zusammenfassende Bearbeitung der zahlreichen sehr zerstreuten Literatur vorhanden war. H. Ross.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL
Professor der Botanik in München.

94. BAND. JAHRGANG 1905.

Heft III (Schlufs des Bandes) mit einer Tafel und 16 Textfiguren.

Erschienen am 11. Mai 1905.

Inhalt:

MARBURG.
N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.
1905.

Bemerkung.

Das Honorar beträgt 25 Mk. pro Druckbogen, für die Literaturbesprechungen 30 Mk. Die Mitarbeiter erhalten 30 Sonderabdrücke kostenfrei. Wird eine gröfsere Anzahl gewünscht, so werden für Druck und Papier berechnet:

Für	10	Exemplare	pro	Druckbogen	Mk.	1.20;	pro	einfarb.	einfache	Tafel Mk.	—.30
„	20	„	„	„	„	2.50	„	„	„	„ „	—.60
„	30	„	„	„	„	3.80	„	„	„	„ „	—.90
„	40	„	„	„	„	5.—	„	„	„	„ „	1.20
„	50	„	„	„	„	6.50	„	„	„	„ „	1.50
„	60	„	„	„	„	8.—	„	„	„	„ „	2.—
„	70	„	„	„	„	9.20	„	„	„	„ „	2.50
„	80	„	„	„	„	10.50	„	„	„	„ „	3.—
„	90	„	„	„	„	11.50	„	„	„	„ „	3.50
„	100	„	„	„	„	13.50	„	„	„	„ „	4.—

Dissertationen und Abhandlungen systematischen Inhalts werden nicht honoriert; für solche, die umfangreicher als 4 Bogen sind, werden nur 4 Bogen honoriert. Die Kosten für Abbildungen und Tafeln hat bei Dissertationen der Verfasser zu tragen. Da bei diesen von der Verlagshandlung nur die Herstellungskosten berechnet werden, so mufs dieselbe Barzahlung nach Empfang zur Voraussetzung machen. Bei fremdsprachlichen Manuskripten hat der Verfasser die Kosten der Übersetzung zu tragen. Korrekturentschädigungen, die von der Druckerei für nicht verschuldete Korrekturen in Anrechnung gebracht werden, fallen dem Verfasser zur Last. Die Zahlung der Honorare erfolgt nach Abschlufs eines Bandes.

Der Bezugspreis eines Bandes beträgt 20 Mark. Jedes Jahr erscheint ein Band im Umfang von mindestens 30 Druckbogen und zahlreichen Tafeln in 3 bis 5 Heften. Nach Bedürfnis schliefsen sich an die Jahrgänge Ergänzungsbände an, welche besonders berechnet werden.

Manuskripte und Literatur für die „Flora“ sind an den Herausgeber, Herrn Prof. Dr. Goebel in München, Luisenstrafse 27/II, zu senden, Korrekturen an die Druckerei von Val. Höfling, München, Lämmerstrafse 1. Alle geschäftlichen Anfragen etc. sind an die unterzeichnete Verlagshandlung zu richten.

N. G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung
Marburg (Hessen-Nassau).

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Inflorescenzen der Boragineen und Solaneen.

Von Wilh. Müller.

Mit 11 Figuren im Text.

Die Blütenstände der Boragineen, nach Schumann der Kürze halber als Boragoïde bezeichnet, waren seit Mitte des vorigen Jahrhunderts wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen. Verschiedene Autoren suchten die Natur dieser Inflorescenzen zu erklären. Die vielen bisher veröffentlichten Arbeiten vermochten aber eine Einigung in dieser Frage nicht herbeizuführen. Der Grund hiefür liegt in der Verschiedenheit der Gesichtspunkte, unter welchen die einzelnen Forscher an die Aufgabe herantraten. Ein grofser Teil von Autoren, die Gruppe der „vergleichenden Morphologen", welcher ausschliefslich oder doch vorwiegend aus dem fertigen Zustande den morphologischen Wert der Boragoïde zu erklären sucht, hält daran fest, dafs dieselben einen speziellen Fall der echten Wickel darstellen[1]; diejenigen Autoren dagegen, welche neben dem fertigen Zustande den ganzen Entwicklungsgang der Boragineeninflorescenzen verfolgen, betrachten dieselben der Hauptsache nach als monopodial verzweigte, dorsiventrale Organe. Beide Ansichten stehen sich indes nicht schroff gegenüber; sie werden vermittelt durch die Annahme der Ontogenetiker, dafs die Boragineeninflorescenzen im Laufe der Stammesgeschichte aus echten Wickeln hervorgegangen sind.

Für die Wickelnatur der Boragoïde treten ein de Candolle, die Brüder L. und A. Bravais, Wydler, Döll, Wretschko, Eichler, Warming, Pedersen, Kaufmann, Hieronymus, Urban, Čelakovsky, Schumann und Muth, während Turpin, Schleiden und Goebel diesen Inflorescenzen ganz oder teilweise die monopodiale Entwicklungsweise zuschreiben. Kraus unterscheidet zwei Entwicklungstypen: die nackten Wickel von Myosotis und Heliotropium seien Monopodien; dagegen seien die Inflorescenzen von Omphalodes und alle beblätterten Wickel dichotomisch angelegte Sympodien.

---

1) Nach der Ansicht Schumanns würden sich die Boragoïde von den echten Wickeln dadurch unterscheiden, dafs ihre Entwicklung nicht in der gewöhnlichen Weise der ersteren, sondern durch dichotomische Gabelung der Inflorescenzspitze erfolge. Der eine Gabelast entwickle sich zur Blüte, der andere bilde die Fortsetzung der Achse.

Herr Professor Goebel, in dessen Institut vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, macht am Schlusse seines Referates[1]) über Schumanns „Untersuchungen über das Boragoïd“ folgende Angaben: „Dafs die Boragineenblütenstände von Wickeln abzuleiten sind, bezweifelt wohl niemand mehr; es fragt sich nur, wie weit das in der Einzelentwicklung noch nachweisbar ist. . . . Eine auf möglichst viele verschiedene und verschieden kräftige Inflorescenzen ausgedehnte Untersuchung wird wahrscheinlich Abstufungen von dem dorsiventralen Monopodium bis zur Wickelbildung zeigen.“ [2])

Von dieser Anregung ausgehend, war es meine Absicht, hauptsächlich die Inflorescenzen solcher Boragineen zur Untersuchung auszuwählen, welche bisher von den einzelnen Forschern verschieden gedeutet wurden, zum Teil aber auch nur in geringerem Mafse zur Entscheidung der obigen Streitfrage herangezogen worden sind. Meine Untersuchungen zeigten mir in den meisten Fällen die monopodiale Entstehung der Boragoïde. Zugleich aber fand ich in anderen Fällen eine deutliche Annäherung und schliefslich einen vollständigen Übergang zur dichotomischen Verzweigung der Inflorescenzspitze. Zunächst wurde die Entwicklung der Blütenstände von Tiaridium indicum eingehend geprüft; sodann wurden auch die Inflorescenzen von Heliotropium europaeum und H. peruvianum zum Vergleich einbezogen, und weiterhin noch einige andere Boragineen untersucht. Im Anschlufs an die Boragineen verfolgte ich dann noch die Entwicklung der boragoïdähnlich eingerollten Inflorescenzen von Hyoscyamus niger aus der Familie der Solaneen, die von den verschiedenen Autoren ebenfalls eine wechselnde Deutung erfuhren. — Das Untersuchungsmaterial wurde dem Kgl. botanischen Garten zu München entnommen.

---

1) Flora 1889 pag. 82.

2) Vergl. auch K. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Breslau 1883 (Schenks Handbuch der Botanik III, 1.) pag. 144 Anm. 1: „Es sind die letztgenannten Inflorescenzen (die Blütenstände der Boragineen und mancher Solaneen, z. B. Hyoscyamus) bekanntlich solche, welche gewöhnlich für Wickel, also cymöse, sympodiale Blütenstände erklärt werden. Die Entwicklungsgeschichte steht dem aber, wie ich a. a. O. nachgewiesen habe, entgegen. Zugegeben, dafs diese Inflorescenzen phylogenetisch aus Wickeln hervorgegangen sind, allein zunächst fragt es sich: was sind sie jetzt. Dafs sie dorsiventral sind, wird sogar von den Verteidigern der Wickeltheorie nicht mehr geleugnet und zugegeben, dafs die Stellungsverhältnisse früher unrichtig aufgefafst wurden. Es fragt sich also nur noch: sind sie Monopodien oder Sympodien? Darüber mufs und kann allein die Entwicklungsgeschichte entscheiden, so gut wie überall, auch z. B. bei einer Ulme oder Linde, nur dafs man nicht überall das Mikroskop dazu nötig hat.“

Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Goebel, für die Anleitung bei der Anfertigung vorliegender Arbeit meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Entwicklung der Boragineeninflorescenzen.

Tiaridium Lehm.

Tiaridium indicum (Heliotropium indicum L.), eines der häufigsten tropischen Unkräuter, bildet nach den Angaben M. Gürkes in Engler-Prantls natürlichen Pflanzenfamilien[1]) den einzigen Repräsentanten der Untersektion Tiaridium aus der sehr artenreichen Gattung Heliotropium, welch letztere in ihrem vegetativen Aufbau den übrigen Boragineen viel ähnelt, im Bau der Fruchtknoten, sowie in der Entwicklung der Samen und Früchte jedoch in mancher Hinsicht von diesen sich unterscheidet.

Tiaridium indicum ist eine perennierende Pflanze. An jungen Exemplaren besitzen die untersten Blätter dekussierte Blattstellung am Stengel, eine Erscheinung, welche bereits Wydler[2]) angeführt hat. Solche gegenständige Blattstellung findet man übrigens bei den untersten Blättern verschiedener Boragineengattungen[3]). Bei Tiaridium indicum sind indes die beiden in gleicher Höhe des Stengels stehenden Blätter eines Blattpaares von ungleicher Gröfse; stets ist das eine kleiner als das andere, und dieser Unterschied bleibt auch während des Heranwachsens der Blätter im gleichen Verhältnisse bestehen. Demnach scheinen die einander gegenüberstehenden Blätter ungleiches Alter zu besitzen. Weiterhin wird in einem älteren Entwicklungsstadium der Pflanze das kleinere der beiden Blätter um eine kurze Strecke am Stengel emporgehoben, so dafs auch für die ersten anormal gestellten Stengelblätter nachträglich die normale Wechselständigkeit der Blattstellung herbeigeführt wird. Weiter aufwärts am Stengel ist die Anordnung der Blätter um die Sprofsachse von Anfang an eine wechselständige.

Was die Entwicklung der Inflorescenzen von Tiaridium betrifft, so behauptet Wydler, der Hauptsprofs der Pflanze schliefse mit einer Gipfelblüte ab, neben welcher eine einfache, reichblütige Ährenwickel hervorsprosse, die einem geschwundenen Tragblatt angehöre,

1) A. Engler und K. Prantl, Die natürl. Pflanzenf. Boraginaceae, bearbeitet von M. Gürke IV. 3a pag. 96.

2) H. Wydler, Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. Pringsh. Jahrb. XI. pag. 368.

3) A. Engler und K. Prantl, a. a. O. pag. 73.

und das Gleiche treffe auch für die in der Achsel der oberen Stengelblätter hervorsprossenden Seiteninflorescenzen zu. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zeigt aber, dafs die Spitze des Vegetationssprosses direkt zur Bildung einer einfachen Inflorescenz übergeht, die später weitere Verzweigung erfährt. Gleichzeitig entwickelt sich auch in den Achseln der obersten Stengelblätter je ein mit zwei seitlichen Vorblättern versehenes Boragoïd. Nur in einigen wenigen Fällen beobachtete ich eine einmalige Verzweigung der Hauptinflorescenz in zwei solche, eine Verzweigung, die bei Heliotropium europaeum und H. peruvianum stets mehrmals eintritt, so dafs hier oft vier auf gemeinschaftlichem Stiele stehende Blütenzweige doldenartig zusammenstehen [1]). Die sehr reichblütigen Inflorescenzen sind ähnlich wie die der meisten Boragineen im Jugendzustande stark eingerollt. Mit fortschreitender Entwicklung strecken sich die älteren Teile der Inflorescenzachse gerade, während nur die Spitze dauernd eine Einrollung nach unten zeigt. Über die Ursache dieser Einrollung der Spitze des Boragoïds sind sehr verschiedene Ansichten ausgesprochen worden [2]). Die bisher angestellten Untersuchungen haben indes zu keinem befriedigenden Resultate geführt. In seiner wichtigen Arbeit: „Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse" bemerkt Goebel [3]) zu dieser Frage: „Man wird sich vorerst damit begnügen müssen, zu sagen, dafs die Einrollung des Vegetationspunktes eine vielen, nicht nur dorsiventral verzweigten, sondern auch dorsiventral gebauten Pflanzenteilen zukommende Eigentümlichkeit ist". Das trifft im wesentlichen auch heute noch zu. Möglicherweise steht, wie Goebel auf pag. 415 anführt, die Einrollung, da sie senkrecht nach unten stattfindet, in Beziehung zur Schwerkraft; indes bedarf die Frage nach der Ursache derselben jedenfalls noch eingehender experimenteller Untersuchung. — Die Blüten haben weder Deck- noch Vorblätter; die Inflorescenzen von Tiaridium indicum sind somit nackt.

Diese Inflorescenzen sind ausgesprochene Monopodien. Die beiden untenstehenden Abbildungen stellen das Ende einer in voller Entwicklung befindlichen Inflorescenz obiger Pflanze von zwei verschiedenen Seiten dar. Fig. 1 zeigt die Inflorescenzspitze seitlich von oben; Fig. 2 zeigt dieselbe von der Unterseite.

---

1) Vergl. H. Wydler, a. a. O. pag. 363—364.

2) Vergl. Fr. Muth, Untersuchungen über die Entwicklung der Inflorescenzen und der Blüten ... von Symphytum officinale in Flora 1902 Bd. 91 pag. 75 ff.

3) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse in Sachs, Arbeiten des bot. Inst. Würzburg II 1882 pag. 410.

Wir sehen in diesen beiden Abbildungen, besonders der letzteren, eine dicke kontinuierliche Blütenstandsachse (*A*), deren Spitze mit einem ansehnlichen Vegetationskegel (*V*) abschliefst. Die Blüten stehen, wie dies bei Boragineen in der Regel der Fall ist, in zickzackförmiger Anordnung auf der Oberseite dieser Achse. Sie sind in den reichblütigen Inflorescenzen von Tiaridium ziemlich dicht gedrängt. Die jüngste Blütenanlage (*I*) ist eben erst als schwacher Höcker auf der linken Seite des Vegetationskegels bemerkbar, während die nächst älteren (*II* bis *VI*) z. T. schon mehrere Kelchblätter entwickelt haben.

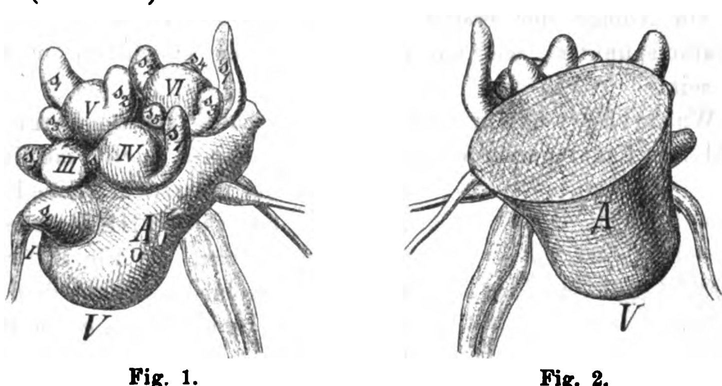


Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 1. Ende einer in der Entwicklung bereits vorgeschrittenen Inflorescenz von Tiaridium indicum; seitlich von oben. *V* Vegetationspunkt der Inflorescenz; *A* Inflorescenzachse; *I* bis *VI* Blütenknospen; zur linken Blütenreihe gehören die Blütenhöcker *V*, *III* und *I*, zur rechten die Höcker *VI*, *IV* und *II*. Der letztere (in der Figur nicht bezeichnet, weil er durch das erste Kelchblatt s_1 nahezu vollkommen verdeckt ist) ist durch die Präparation etwas auf die linke Seite verschoben; s_1 bis s_5 Kelchblätter.

Fig. 2. Dieselbe Inflorescenzspitze von unten gesehen.

Die Fig. 1 zeigt uns namentlich zwei Tatsachen deutlich, einmal den ansehnlichen Gröfsenunterschied zwischen dem Vegetationskegel und der jüngsten Blütenanlage, die eben erst als seitliche Ausgliederung aus ersterem entsteht, während dieser — wie aus der Abbildung ersichtlich ist — noch die Blüte *VI* an Massigkeit übertrifft und dadurch an dem monopodialen Charakter der Inflorescenz keinen Zweifel aufkommen läfst; dann tritt aber auch die dorsiventrale Natur des Blütenstandes und insbesondere seiner Spitze klar hervor. Die Blütenknospe *I* wird von Anfang an gegen die Oberseite der Inflorescenzachse hin am Vegetationspunkt ausgegliedert, eine Erscheinung, die Goebel in seiner oben erwähnten umfangreichen Arbeit für sämtliche Boragoïde angibt. Schumann bestreitet diese dorsiventrale Beschaffenheit des

Vegetationskegels und führt an[1]): „Man könnte die Inflorescenzen dieser Art, da sie erst durch gewisse Stellungsänderungen einen Unterschied der Rücken- und Bauchseite hervortreten lassen, im Gegensatze zu den schon der Anlage nach dorsiventralen Organen mit dem Namen sekundär-dorsiventral belegen.“ Auch Muth[2]) wandte sich in neuester Zeit gegen die auf richtiger Beobachtung beruhenden Angaben Goebels, indem er ausführt: „Diese Verhältnisse (die dorsiventrale Natur des Vegetationspunktes) finden sich bei Symphytum officinale, Anchusa officinalis und Cerinthe minor nicht vor; denn hier kann vor Anlage der ersten Blüten von einer Dorsiventralität des Vegetationspunktes, wie aus unseren Figuren ersichtlich, nicht die Rede sein.“

Warming[3]) hat in seiner umfangreichen Arbeit „Forgreningsforhold hos Fanerogamerne“ von Boragineen u. a. auch Tiaridium indicum genauer untersucht. Seine Figuren 25 bis 28 auf Tafel VIII beziehen sich auf diese Pflanze. In Fig. 27 tritt der Gröſsenunterschied zwischen dem Vegetationskegel und dem jüngsten Blütenhöcker viel weniger hervor als ich ihn selbst bei verhältnismäſsig alten Inflorescenzen fand. Viel deutlicher aber ist diese Differenz an den Längsschnitten (Fig. 25, 26 und 28), besonders der Fig. 26 zu erkennen, welch letztere einen solchen median durch den Vegetationskegel und die jüngste Blütenknospe zugleich wiedergibt.

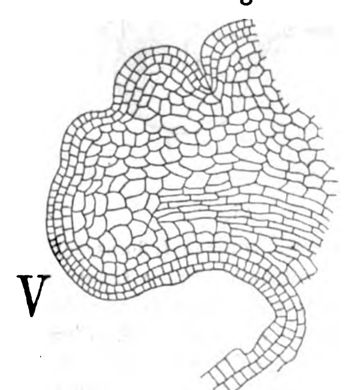


Fig. 3. Längsschnitt durch die Spitze einer jungen Inflorescenz von Tiaridium indicum, median durch den Vegetationspunkt und den jüngsten Blütenhöcker. *V* Vegetationspunkt.

Einen solchen zugleich durch den Vegetationspunkt und den jüngsten Blütenhöcker gelegten Längsschnitt zeigt auch obenstehende Fig. 3. Die Verteilung der Zellen hat die bei monopodial sich verzweigenden Sprossen gewöhnlich vorhandene Anordnung. Auch die dorsiventrale Beschaffenheit des Sprosses ist aus dem anatomischen Bau deutlich zu erkennen. Das die Inflorescenz-

1) K. Schumann, Untersuchungen über das Boragoïd. Ber. der D. bot. Ges. VII pag. 66.

2) Fr. Muth, a. a. O. pag. 72.

3) E. Warming, Forgreningsforhold hos Fanerogamerne. K. Danske Videnskab. Selskabs Skrifter, 1872.

achse versorgende Gefäfsbündel verläuft im ventralen Teil derselben und bleibt meist unverzweigt. Die Blüten werden durch eigene im dorsalen Teil der Inflorescenzachse verlaufende Gefäfsbündel versorgt. Ihre Anordnung ist in sehr jugendlichen Entwicklungsstadien eine charakteristische. Hellt man eine noch sehr junge Inflorescenz von Tiaridium indicum genügend auf, so sieht man auf der rechten wie auch auf der linken Seite derselben mehrere einander parallel verlaufende Leitbündel, von denen ein jedes je mehrere Blüten derselben Seite, d. h. der gleichen Blütenreihe, versorgt. Auch diese Erscheinung spricht ganz für die monopodiale Entwicklung der Tiaridiuminflorescenz; die Leitbündel geben nicht, wie dies der Fall sein würde, wenn die Inflorescenz eine Wickel wäre, abwechselnd nach den aufeinander folgenden Blüten der rechten und linken Blütenreihe Verzweigungen ab.

Warming, der die Wickeltheorie und zugleich auch die Dichotomietheorie für die Boragineeninflorescenzen nachdrücklich zu verteidigen sucht, konnte natürlich der auffallende Gröfsenunterschied zwischen der jüngsten Blütenknospe und dem Vegetationskegel ebensowenig entgehen: „Paa den anden Side slaar Forgreningen over i en Pseudo-Sideknopdannelse . . . det smukkeste Exempel derpaa har jeg fundet hos Tiaridium indicum.“[1]) Er ist indes so überzeugt von seiner Theorie, dafs er die Inflorescenz von Tiaridium nicht das nennen kann, was sie ist, nämlich ein Monopodium, sondern sie ist nach seiner Auffassung eine Wickel, bei welcher durch bevorzugte Entwicklung der einen Seite die dichotomische Verzweigung in eine „pseudomonopodiale“ überschlägt. So sagt er im Hinblick auf Fig. 26[2]): „Her at betragte g og P som to Søsterknopper, opstaæde ved lige Deling af en fælles Moder, er dog en Umuglighed. Per Moderen, ger Datteren. For den umiddelbare Betragtning er det en lige saa ægte monopodial Forgrening som hos Utricularia; men for den Betragtning, der haa Sviklen og dens Udvikling hos de andre Asperifoliæ i frisk Minde, er det en pseudomonopodial Forgrening — en dichotomisk Forgrening, der ved den ene Sides fremskyndede og paafaldende Udvikling slaar over i et Pseudomonopodium.“

Die Ausgliederung neuer Blütenanlagen am Vegetationskegel erfolgt bei vorgeschrittenen Inflorescenzen in langsamer Aufeinanderfolge. Die abgetrennten Knospen erfahren dagegen lebhaftes Wachstum,

1) E. Warming, a. a. O. pag. 102.
2) E. Warming, a. a. O. pag. 103.

so dafs schon kurz nach ihrer Abzweigung sowohl eine Vergröfserung des ganzen Höckers erfolgt, als auch eine weitere Differenzierung desselben, zunächst die Anlage der Kelchblätter, beginnt. Die Blüten II und III in Fig. 1 haben bereits auf ihrer Aufsenseite ein Kelchblatt entwickelt, welches in Blütenknospe II den Höcker selbst zum gröfsten Teile verdeckt. In Blüte VI sind bereits alle fünf Kelchblätter angelegt; die Verwachsung derselben an ihrer Basis ist jedoch noch nicht erfolgt. Was die Ausgliederung des Kelches anbelangt, so erscheinen die Sepalen nacheinander. Die Kelchspirale verläuft in jeder Blüte im gleichen Sinne; sie ist deshalb in den beiden Blütenreihen gegenläufig. Goebel[1]) hat diese Erscheinung bei anderen Boragineen beobachtet und macht darüber folgende Angaben: „Das erste Kelchblatt entsteht an jeder Blütenanlage an dem nach aufsen hinten gerichteten Teile derselben. Daraus ergibt sich, dafs die Kelchspirale bei den beiden Blütenreihen gegenläufig ist. Betrachtet man eine Infloreseenz vom Vegetationspunkte aus, so beginnt die linke Reihe von Blütenanlagen die Kelchspirale mit dem links aufsen hinten, die rechts stehende mit dem rechts aufsen nach hinten stehenden Kelchblatt. Zugleich ergibt sich aus dieser Anordnung, dafs die Blattgebilde der zwei dichtstehenden Blütenreihen sich zwischen einander einschieben, wie die Zähne von zwei Kammrädern; eine Anordnung, welche den Platz möglichst ausnützt. Dieser antidrome Verlauf der Kelchspirale ist ein für alle aufzuführenden Formen durchgreifendes Verhältnis."

Auch bei Tiaridium indicum wird das erste Kelchblatt stets auf der Aufsenseite des Blütenhöckers nach hinten angelegt. Kelchblatt 2 entwickelt sich auf dessen Innenseite, aus der Mitte der Achse meist etwas nach vorn gegen die Inflorescenzspitze zu, zuweilen aber auch etwas nach hinten zu verschoben. s_3 fällt wiederum auf die Aufsenseite und zwar nach vorn; s_4 steht hinten; s_5 endlich wird zwischen s_2 und s_3 auf der Vorderseite der Blütenknospe angelegt. Wie bei allen Boragineen verwachsen die Kelchblätter an ihrer Basis. Die Petalen werden alle gleichzeitig ausgegliedert.

Schumann[2]) hat sich auch mit der Kelchblattanlage bei den Boragineenblüten befafst und als Grund dafür, dafs das erste Sepalum stets aufsen angelegt wird, den innigen Kontakt zwischen den einzelnen Blüten angegeben. Eine solche Kontaktwirkung ist bei der

---

1) K. Goebel, a. a. O. pag. 409—410.
2) K. Schumann, a. a. O. pag. 73.

Reichblütigkeit und dichten Blütenanordnung der Tiaridiuminflorescenzen nicht in Abrede zu stellen. Indes soll später an anderen Beispielen gezeigt werden, dafs dieser Grund nicht allein ausschlaggebend ist.

Muth[1]) untersuchte die Kelchblattanlage bei Symphytum officinale. Er unterscheidet hier vier Fälle: „1. die Terminalblüte des Doppelboragoïds; 2. die beiden ersten seitlichen Blüten; 3. die Blüten rechts von der das Einzelboragoïd halbierenden Ebene; 4. die Blüten links von dieser Ebene".

Eine Terminalblüte ist bei Tiaridium indicum nicht vorhanden. Was die erste Blüte eines Einzelboragoïds betrifft, so konnte ich bei dieser Pflanze keinen Unterschied gegenüber den übrigen Blüten desselben konstatieren. Muth dagegen sagt (pag. 88): „Hier (bei den ersten seitlichen Blüten von S. o.) sah ich bei den Präparaten der unteren terminalen Seitensprosse s_1 stets hinten an der Achse entstehen, was bei den räumlichen Verhältnissen leicht erklärlich ist." Nur in zwei Fällen, die gegenüber der gewöhnlichen Anordnung der Blüten an Tiaridiuminflorescenzen eine abnorme Stellung der ersten Blüte zeigten (s. u. pag. 395) wäre eine solche Abweichung vom gewöhnlichen Schema denkbar.

Die Inflorescenzachse und die Kelchblätter der älteren Blüten von Tiaridium indicum sind mit einzelligen Haaren ziemlich dicht besetzt. Einige solcher Haarbildungen sind in den beiden ersten Figuren gezeichnet. Sie gehören dem Typus der Striegel- oder Borstenhaare an. Bis zu einiger Entfernung von der Spitze ist die Inflorescenzachse aufserdem reichlich mit secernierenden Drüsen- oder Köpfchenhaaren ausgerüstet.

Nach Besprechung der Beobachtungen, die an in der Entwicklung vorgeschrittenen Inflorescenzen gemacht wurden, will ich nun auf die ersten Entwicklungsstadien des Blütenstandes von Tiaridium indicum näher eingehen.

Am Grunde des Blütenstandes stehen die beiden seitlichen Vorblätter. Dieselben sind auf gleicher Höhe der Sprofsachse inseriert, besitzen jedoch ungleiches Alter und dementsprechend auch ungleiche Gröfse. In der Regel ist das linke (die Inflorescenz von vorn betrachtet) das gröfsere. Doch kommen nicht selten Fälle vor, wo das rechte Vorblatt das linke an Gröfse übertrifft. Ähnliche Beobachtungen machte Muth[2]) bei Symphytum officinale. Ferner ist jedes

1) Fr. Muth, a. a. O. pag. 86--94.

2) Fr. Muth, a. a. O. pag. 62.

Vorblatt schon auf ziemlich früher Entwicklungsstufe deutlich asymmetrisch; die beiden Blatthälften sind ungleich ausgebildet, eine Erscheinung, die Muth des öfteren auch bei Symphytum officinale beobachtet hat. Als Grund dieser asymmetrischen Ausbildung der beiden Blatthälften glaubt derselbe Kontakt-, resp. Druckverhältnisse ansehen zu müssen. Er schreibt darüber auf pag. 68: „Bei Symphytum officinale bin ich infolge der häufig auffallenden, mitunter geradezu bizarren, ganz den Raumverhältnissen in der Knospe entsprechenden Form der Vorblätter und infolge der Tatsache, dafs die Unregelmäfsigkeiten am Ende der Achse am gröfsten sind, sowie aus Rücksicht auf die Beobachtung, dafs die Vorblätter häufig eine mehr oder weniger schiefe Insertion zeigen, bei Würdigung der in vorliegenden Untersuchungen näher ausgeführten Verhältnisse zu der Ansicht ge-

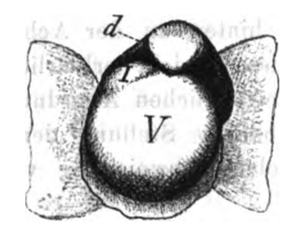


Fig. 4.

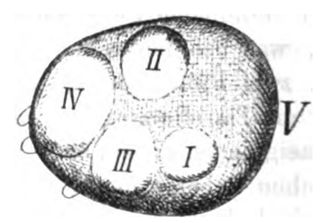


Fig. 5.

Fig. 4. Inflorescenzvegetationspunkt (*V*) von Tiaridium indicum bei Beginn der Blütenauszweigung. *I* erster Blütenhöcker. Durch die Präparation wurde das unter der Spitze befindliche Gewebe etwas hervorgedrückt; zu beiden Seiten der Inflorescenz sind die basalen Teile der beiden Vorblätter mitgezeichnet.

Fig. 5. Etwas ältere Inflorescenz derselben Pflanze in Oberansicht. *V* Inflorescenzvegetationspunkt; *I* bis *IV* Blütenhöcker (*IV* die älteste, *I* die jüngste Blütenknospe).

langt, dafs bei der Asymmetrie der Vorblätter unserer Boraginacee die vom Ernährungszustand der einzelnen Pflanzen jedenfalls beeinflufsten Kontakt- resp. Druckverhältnisse eine wichtige, wenn nicht ausschlaggebende Rolle spielen; auch das nicht seltene Vorkommen von vollständig symmetrischen Vorblättern spricht für diese Ansicht." Auch diese so häufige Erscheinung des Vorkommens asymmetrischer Vorblätter an den Inflorescenzen verschiedener Boragineen dürfte nur auf Grund genauer experimenteller Untersuchungen zur Lösung gelangen.

In Fig. 4 ist gerade das Stadium abgebildet, auf dem die Sprofsspitze zur Blütenbildung übergeht. Man sieht den massigen Vege-

tationskegel *V* senkrecht nach oben gewölbt, auf dem durch die Präparation zum Teil hervorgedrückten Sprofsgewebe ruhend. Auf der zur Oberseite der Inflorescenz werdenden Seite (in der Abbildung oben) ist am Vegetationskegel bereits eine schwache Hervorwölbung *(I)* zu bemerken, welche durch eine seichte, aber deutlich sichtbare Furche von diesem sich abhebt. Dieser Höcker bezeichnet die eben stattfindende Ausgliederung der ersten Blütenknospe. Dieselbe liegt bei der abgebildeten Inflorescenz auf der linken Oberseite der Inflorescenzachse; indes findet das nicht immer statt, insofern ich eine gröfsere Anzahl von Inflorescenzen beobachtete, bei welchen der erste Blütenhöcker auf der rechten Oberseite der Inflorescenz sich entwickelte. Nur zwei der zahlreichen untersuchten Blütenstände, von denen der eine in Fig. 5 zur Darstellung gebracht ist, zeigten ein von dieser Entwicklungsweise abweichendes Verhalten, insofern als hier die älteste Blütenanlage (in der Abbildung mit *IV* bezeichnet) nicht gegen die Aufsenseite hin, sondern mehr gegen die Mitte zu auf der Oberseite der Blütenstandsachse inseriert war, während erst mit der Blütenknospe *III* (der zweitältesten der Inflorescenz) die regelmäfsige Zickzackanordnung der Blüten begann. Eine Differenzierung der ältesten Blütenanlage war in diesen beiden Fällen noch nicht eingetreten. Es konnte deshalb nicht konstatiert werden, auf welcher Seite die Kelchspirale beginnt, ob das erste Kelchblatt, wie gewöhnlich, auf der Aufsenseite des Blütenhöckers nach hinten, oder vielmehr, was nach den Muth'schen Angaben über Symphytum officinale (s. o. pag. 393) auch hier zutreffen könnte, auf der Hinterseite der Blüte entwickelt wird.

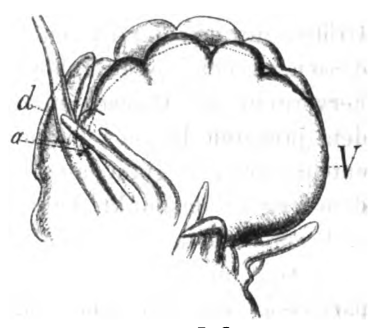


Fig. 6. Junge Inflorescenz von Tiaridium indicum von der Seite. *V* Inflorescenzvegetationspunkt, deutlich nach unten eingekrümmt; *d* dorsales Blättchen mit der Achselknospe *a*, welch letztere sich in der Folge zu einer Seiteninflorescenz entwickeln würde.

Die Einkrümmung des Vegetationspunktes ist in Fig. 4 noch nicht deutlich zu erkennen; doch kommt diese in einem nur sehr wenig älteren Stadium auch bei Betrachtung der Inflorescenz von vorn klar zum Ausdruck. In Fig. 5, wo bereits vier Blüten angelegt sind, und die Abzweigung der fünften auf der rechten Seite des Vegetationskegels (die Inflorescenz von vorn betrachtet) all-

mählich beginnt, beträgt die Krümmung bereits über 90°. In Fig. 6, welche ein noch älteres Stadium von der Seite zeigt, ist dieselbe noch weiter fortgeschritten. In dieser Seitenansicht ist auch die Einkrümmung des Inflorescenzvegetationspunktes selbst deutlich wahrnehmbar. Goebel[1]) hat diese Einkrümmung des Vegetationspunktes gleichzeitig mit der Ausgliederung der ersten Blüten bei allen von ihm untersuchten Boragineen festgestellt. Muth[2]) bestreitet wenigstens für Symphytum officinale diese Angaben Goebels, indem er anführt, dafs bei dieser Pflanze der Inflorescenzvegetationskegel vor der Ausgliederung der ersten Blüten nicht eingerollt ist.

Die Wachstumsintensität des Vegetationspunktes ist eine so grofse und die Ausgliederung neuer Blütenknospen findet in den ersten Entwicklungsstadien der Inflorescenz so rasch statt, dafs ein wesentlicher Gröfsenzuwachs der Blütenhöcker nur ganz allmählich eintritt. Infolgedessen ist bei jungen Inflorescenzen, wie aus den Figuren 4, 5 und 6 hervorgeht, der Gröfsenunterschied zwischen dem Vegetationskegel und den jüngsten Blütenanlagen viel bedeutender als bei älteren. Dementsprechend beginnt auch die Anlage des Kelches erst weit hinter dem Vegetationspunkt, bei der in Fig. 6 wiedergegebenen Inflorescenz z. B. erst an den ältesten Blütenknospen.

Die einzelnen Blütenknospen sind, wie ich mich an allen präparierten Objekten überzeugen konnte, zwar wenig, aber deutlich von einander getrennt. Zwischen beiden Blütenreihen verläuft ein deutlich erkennbarer Streifen, der oberste Teil der Blütenstandsachse, deren Begrenzungslinie in Fig. 6 durch die zwischen den beiden Blütenreihen verlaufende Linie angedeutet ist. Auch diese Tatsache ist ein Beweis dafür, dafs die Entwicklung der Inflorescenz eine rein monopodiale ist[3]).

Es wurden auch ganz alte Inflorescenzen, welche die Blütenbildung bereits zum Abschlufs gebracht hatten, untersucht, um die Frage zu beantworten, was aus dem Vegetationskegel wird. Čelakovsky[4]), ein eifriger Anhänger und Verfechter der Wickeltheorie, macht über diese Frage die ersten, allerdings recht dürftigen An-

---

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, a. a. O.

2) Fr. Muth, a. a. O. pag. 80.

3) Die in Fig. 5 wiedergegebene Inflorescenz zeigt auch in dieser Beziehung ein ungewöhnliches Verhalten, insofern als an Tiaridiuminflorescenzen die Blütenhöcker gewöhnlich viel dichter zusammenstehen, als dies hier der Fall ist.

4) L. Čelakovsky, Über die Blütenwickel der Boragineen. Flora 1880 Nr. 23 pag. 367.

gaben: „Ein Punkt von Wichtigkeit ist von den Ontogenetikern, welche die Wickel der Boragineen entwicklungsgeschichtlich studierten, gänzlich unbeachtet geblieben. Was wird denn aus dem »Vegetationspunkt«, wenn die Wickel zum Abschlufs kommt? Den Abschlufs der reichblütigen und lange fortwachsenden Wickeln von Myosotis silvatica, Asperugo usw. konnte ich bis jetzt (Ende Mai) noch nicht beobachten, wohl aber den der armblütigen Wickeln von Myosotis sparsiflora. Ende Mai fand ich bei dieser keine Spur eines »Vegetationspunktes« wie an den reichblütigen Wickeln, sondern nur eine letzte, noch sehr junge (nur den Kelch angelegt habende) Blütenanlage. An ganz entwickelten Wickeln der genannten Myosotis (auch an entwickelten armblütigen Wickeln von Pulmonaria officinalis) findet sich eine Spur des »Vegetationspunktes« ebensowenig. Für eine Beobachtung früherer Wickelzustände war es Ende Mai schon zu spät, doch gleichviel: entweder hat sich die Wickel monopodial wie immer entwickelt und dann hat sich der »Vegetationspunkt« ganz in die letzte Blütenanlage umgewandelt, oder es findet bei Myosotis sparsiflora die gemächlichere pleiopodiale Entwicklung statt. Beides wäre aber ein weiterer Beleg für die Richtigkeit der hier dargelegten Auffassung."

Goebel[1]) bemerkt zu dieser Frage: „Es ist eine sehr verbreitete Erscheinung, dafs am Vegetationspunkt mehr Zweiganlagen entstehen, als später zur Entfaltung kommen. Dieselben verkümmern entweder sofort, oder sie bleiben in einem entwicklungsfähigen Zustand auf früher Stufe der Entwicklung stehen. Den erstgenannten Vorgang treffen wir besonders bei den Inflorescenzen: einigermafsen reichblütige Inflorescenzen, wie z. B. die der Boragineen, vieler Labiaten etc., zeigen ganz regelmäfsig, dafs die letztgebildeten Blüten nicht mehr zur Entfaltung gelangen, sondern verkümmern. Es ist dies bei den Inflorescenzen der Solaneen und Boragineen oft mit Blüten der Fall, in welchen Kelch, Blumenkrone, Staub- und Fruchtblätter schon angelegt sind."

Bei den reichblütigen Inflorescenzen von Tiaridium indicum machte ich eine den Angaben Goebels vollkommen entsprechende Wahrnehmung. Es verkümmert der Inflorescenzvegetationspunkt, welcher auch dann noch deutlich als solcher zu erkennen ist, zugleich mit den letzten drei bis vier Blütenanlagen.

---

1) K. Goebel, Vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorg. Breslau 1883, (Schenks Handbuch der Botanik III, 1) pag. 200.



Aus alledem geht hervor, dafs der Vegetationspunkt der Inflorescenz von Tiaridium indicum immer und in allen Entwicklungsstadien die jüngsten Blütenanlagen an Massigkeit weit übertrifft; die Inflorescenz ist und bleibt demnach jederzeit ein ausgeprägtes Monopodium. Auch die von Anfang an vorhandene Dorsiventralität des Blütenstandes, welche schon am Vegetationspunkt zum Ausdruck kommt, sei hier nochmals betont.

Es wurde bisher das Blättchen *d*, welches in Fig. 4 und 6 unterhalb der Blüten auf der Oberseite der Inflorescenzachse angelegt wird, noch unberücksichtigt gelassen. Als Vorblatt der zweiten Blüte kann es nach seiner Lage auf der Mitte der Blütenstandsachse nicht gedeutet werden. Es stellt vielmehr ein Blatt dar, in dessen Achsel eine weitere Inflorescenz entsteht. In Fig. 6 ist in seiner Achsel bereits eine Knospe angelegt, die sich mit fortschreitender Entwicklung des Blütenstandes zu einer ebenfalls mit zwei gegenständigen Vorblättern versehenen Seiteninflorescenz entwickelt. Gleichzeitig wächst auch der Blütenstandsstiel der Hauptinflorescenz bedeutend in die Länge, so dafs die Blüten dieser letzteren weit über die Seiteninflorescenz emporgehoben werden. Das Blättchen *d* ist, wie aus Fig. 4 ersichtlich ist, schon zur Zeit der Anlage des ersten Blütenhöckers ziemlich entwickelt. Indes scheint es nicht immer vorhanden zu sein, so in der in Fig. 5 wiedergegebenen Inflorescenz; wenigstens konnte ich es in einigen, allerdings seltenen Fällen, nicht beobachten, obwohl unterhalb der ersten Blütenanlage eine Verletzungsstelle, die auf eine Entfernung desselben bei der Präparation hätte hindeuten können, nicht nachgewiesen werden konnte. Bisweilen scheint auf die beiden seitlichen Vorblätter noch ein mit diesen alternierendes Blattpaar zu folgen. An zwei von den vielen untersuchten Inflorescenzen beobachtete ich nämlich, dafs dem Blättchen *d* gegenüber ein weiteres Blatt am Blütenstandsstiele zur Entwicklung gelangte.

Euheliotropium DC.

Zum Gegenstande meiner weiteren Untersuchungen wählte ich Heliotropium europaeum L. und H. peruvianum L., zwei mit Tiaridium indicum nahe verwandte Formen, die beide der Sektion Euheliotropium zugerechnet werden.

Kraus[1]) war meines Wissens der erste, der die Inflorescenzen dieser beiden Formen genauer untersuchte. Er fafst seine Resultate

1) G. Kraus, Über den Aufbau wickeliger Verzweigungen, besonders der Inflorescenzen. Bot. Zeitg. 1871 pag. 120.

in folgende Worte zusammen: „Die nackten Wickel von Heliotropium und Myosotis, wenigstens an kräftig wachsenden Knospen, sind Monopodien. Ein dickspatelförmiger Vegetationspunkt entwickelt auf seiner Oberseite alternierend zwei Reihen von Blütenachsen." Die schwachen Triebe der (unter 1) genannten Pflanzen, führt er dagegen weiter unten an, könnten sich vielleicht dichotomisch entwickeln.

Goebel[1]) vertritt die Ansicht, dafs auch diese letzteren durch monopodiale Verzweigung zustande kommen; nur wird hier die Gröfsendifferenz zwischen dem Vegetationspunkt und der jüngsten Blütenknospe naturgemäfs geringer sein als bei günstigerer Entwicklung.

Warming[2]) beobachtete in den meisten Fällen dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze; doch fände sich bisweilen eine Annäherung an seitliche Verzweigung. Im folgenden seien die Ergebnisse meiner Beobachtungen kurz zusammengefafst.

Bei Heliotropium europaeum sind die Verhältnisse ähnliche wie bei Tiaridium. Die Blüten stehen wie bei dieser Pflanze von Anfang an auf der Oberseite einer dicken fleischigen Inflorescenzachse. Die Spitze derselben ist auch hier ziemlich massig und übertrifft die jüngsten Blütenanlagen bedeutend an Gröfse. Erst die vierte oder fünfte Blütenknospe (von der Spitze aus gerechnet) kommt dem Vegetationspunkt an Gröfse und Volumen gleich. Der dorsiventral-monopodiale Charakter des Blütenstandes unterliegt somit auch hier keinem Zweifel. Ebenso ist bei älteren Inflorescenzen die Entwicklung eine rein monopodiale.

An jungen Pflanzenindividuen von Heliotropium peruvianum, welches infolge des Vanillegeruches seiner Blüten vielfach in unseren Gärten unter dem Namen Heliotrop kultiviert wird, bleibt der Vegetationskegel der Inflorescenz an Gröfse hinter demjenigen von Heliotropium europaeum etwas zurück. Die Entwicklung ist aber immerhin noch eine ausgesprochen monopodiale. Ebenso ist bei dem Entwicklungsabschlufs der Inflorescenz der Vegetationspunkt als solcher noch deutlich zu erkennen und vertrocknet, und von einer sympodialen Entwicklung des Blütenstandes mithin keine Rede.

Ganz andere Verhältnisse treffen wir dagegen bei alten Exemplaren der gleichen Pflanze an. Ich untersuchte junge Inflorescenzen von bereits mehrere Jahre alten Pflanzenstöcken von H. peruvianum. An diesen war eine auffallende Hinneigung zur dichotomischen Verzweigung der Sprofsspitze wahrzunehmen, z. T. eine solche bereits

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse a. a. O. pag. 412.

2) E. Warming, a. a. O. pag. 102.

eingetreten. Fig. 7 zeigt das Ende einer derartigen Infloresceпz. Der Vegetationspunkt und die jüngste Blütenanlage, die eben ausgegliedert wird, zeigen fast genau die gleiche Gröfse. Daraus geht hervor, dafs bei dieser Art mit dem Alter der Pflanzen allmählich ein vollständiger Rückfall von der monopodialen Verzweigungsweise zur dichotomischen Gabelung der Inflorescenzspitze stattfindet. Leider konnte das Verhalten des Inflorescenzvegetationspunktes bei alten, ihre Entwicklung abschliefsenden Inflorescenzen nicht verfolgt werden. Die Frage, ob die Spitze verkümmert, oder ob sie in eine letzte Blüte sich verwandelt, mufs daher unentschieden bleiben.

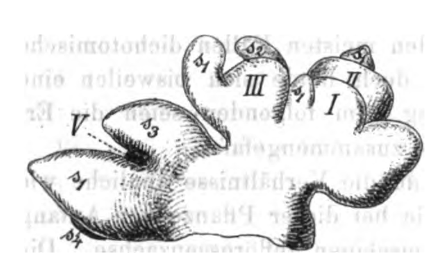


Fig. 7. Ende einer in voller Entwicklung stehenden Inflorescenz von Heliotropium peruvianum von einem mehrere Jahre alten Stocke in seitlicher Stellung. Hier findet eine nahezu dichotomische Gabelung des Inflorescenzvegetationspunktes statt. Der Vegetationspunkt und die jüngste Blütenknospe sind so ziemlich gleich grofs (in der Figur nicht bezeichnet). *I*, *II*, *III*, *V* Blütenhöcker; s_1, s_2, s_3, s_4 Kelchblätter.

Die Entwicklung der Blüten findet bei beiden letztbesprochenen Arten ziemlich rasch statt, bei H. peruvianum noch schneller als bei H. europaeum. Die Kelchspirale verläuft in beiden Fällen wie bei Tiaridium indicum: s_1 liegt aufsen nach hinten, s_2 innen, s_3 aufsen nach vorn usw. Die Kelchspirale ist somit auch hier antidrom. Haare treffen wir an den Inflorescenzen von H. europaeum viel seltener als bei Tiaridium an; dagegen sind die Inflorescenzen und die Blüten von H. peruvianum wiederum reichlich mit Striegelhaaren ausgerüstet.

Bei den beiden letztbesprochenen Pflanzen, besonders bei H. peruvianum, sind die auf der Oberseite der Inflorescenzachse vom Vegetationspunkt abgegliederten Blütenhöcker ziemlich weit von einander getrennt. Von einer Kontaktwirkung zwischen den einzelnen Blütenknospen und damit von einem Einflufs auf die Anlage der Kelchspirale kann hier keine Rede sein. Trotzdem findet deren Entwicklung, wie wir gesehen haben, in gleicher Weise statt, wie bei Tiaridium oder anderen Boragineen. Schumanns Begründung (s. o. pag. 392—393) bezüglich der Kelchblattanlage trifft demnach hier nicht zu.

Symphytum L.

Von der Gattung Symphytum wählte ich zwei Arten zur genaueren Untersuchung aus, nämlich S. tuberosum L. und S. asper-

rimum Sims. Meine Beobachtungen führten bei beiden Arten in der Hauptsache zum gleichen Resultate. Der Vegetationskegel an der Spitze der Inflorescenz ist auch hier verhältnismäfsig massig und übertrifft die jüngste Blütenanlage mehrmals an Gröfse. Die Verbreiterung der Blütenhöcker erfolgt bei Symphytum ebenso wie bei den oben untersuchten Heliotropiumarten sehr rasch, so dafs schon kurz nach Anlage der Blütenknospe, etwa bei der zweit- oder drittjüngsten Knospe, die Gröfse des Vegetationspunktes erreicht ist. Die Fig. 8

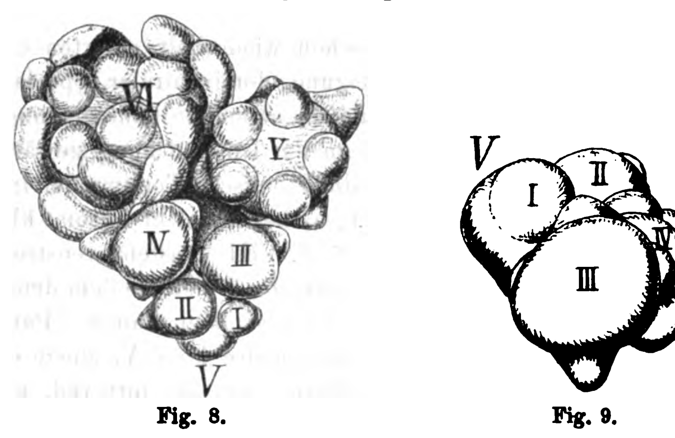


Fig. 8. Fig. 9.

Fig. 8. Ende einer jungen Inflorescenz von Symphytum tuberosum von oben gesehen. *V* Vegetationspunkt; *I* bis *VI* aufeinander folgende Blütenknospen.
Fig. 9. Spitze einer noch jüngeren Inflorescenz derselben Pflanze von der Seite. *V* Inflorescenzvegetationspunkt; *I* bis *IV* aufeinander folgende Blütenhöcker.

zeigt das Ende einer jungen Inflorescenz von S. tuberosum in der Oberansicht; in Fig. 9 ist die Spitze einer anderen in noch früherem Entwicklungsstadium sich befindenden Inflorescenz der gleichen Art von der Seite dargestellt. In beiden Fällen tritt die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes deutlich hervor. In Vergleichung dieser beiden Abbildungen mit den von Goebel über S. officinale [1]) und S. asperrimum [2]) veröffentlichten ist ersichtlich, dafs die Inflorescenzen sämtlicher Symphytumarten im wesentlichen die gleichen Verhältnisse zeigen.

Von S. tuberosum wurden auch Enden alter Inflorescenzen untersucht. Es zeigte sich, dafs auch hier die letzten Blüten samt dem

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse a. a. O. (Fig. 32).
2) K. Goebel, Zur Entwicklungsgeschichte des Boragoïds. Flora 1902, pag. 255—263.

Vegetationspunkt infolge Vertrocknens zugrunde gehen.[1]) Da eine Weiterentwicklung der zuletzt ausgegliederten Blütenanlagen nicht mehr erfolgt, so tritt das Gröfsenverhältnis zwischen dem Vegetationskegel und den letzt abgezweigten Blütenhöckern fast noch deutlicher hervor, als dies im jugendlichen Stadium der kräftigsten Entwicklung der Fall ist.

Mit der Gattung Symphytum haben sich verschiedene Autoren befafst, und wir wollen nun deren Befunde mit den obigen Resultaten vergleichen.

Goebel[2]) stellte in seiner schon wiederholt citierten umfangreichen Arbeit „Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse" bei den Inflorescenzen von S. officinale monopodiale Entwicklung fest.

Warming[3]) hat S. asperrimum zur Untersuchung gewählt. Er gibt zwar auf Seite 102 an, echte dichotomische Teilung der Inflorescenzspitze beobachtet zu haben: „Ogsaa her finder utvivlsomt kløvning Sted. Betragtes knop IV og V (F. 16 T. VIII kvastens venstre Side), vil man se, at de omtrent ere lige store, og Dalen mellem dem ligger i Midtlinien af den Cellemasse, som de tilsammen danne. Paa højre Side er der mere Forskjel, og her er den nedre knop V, større end IV, et Forhold, der maaske dog bør opflattes som hid ført ved, at V er i Færd med at gjøre de første Skridt til kløvningen, idet den tager til i Volumen i en Retning lodret paa Delingsplanet". Aber trotz seines Bestrebens die Wickelnatur der Boragineeninflorescenz an der Hand möglichst zahlreicher Beispiele nachzuweisen, gibt er an anderer Stelle die Ungleichheit der beiden „Teilprodukte" zu. So schreibt er weiter unten an einer schon bei Tiaridium indicum citierten Stelle (s. o. pag. 391!): „Paa den anden Side slaar Forgreningen over i en Pseudo-Sideknopdannelse.... Allerede hos Symphytum kan der findes Tilløb hertil; det smukkeste Exempel derpaa etc.". Warming findet aber seiner Theorie zuliebe nur einen Übergang zu einer „Pseudo-Sideknopdannelse" und zwar diesen nur in einigen Fällen, während nach Goebels Angaben und auch meinen eigenen Untersuchungen die Entwicklung des Blütenstandes von S. asperrimum stets deutlich monopodial ist, ebenso wie die von S. officinale und S. tuberosum, vorausgesetzt, dafs die Entwicklung der Pflanze eine nicht zu schwächliche ist.

1) Bei S. officinale findet das gleiche Verhalten statt, was Goebel bereits in seiner Abhandlung „Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse" angibt.

2) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O. pag. 411.

3) E. Warming, Forgreningsforhold hos Fanerogamerne, a. a. O.

Warmings Ansicht hatte schon Kaufmann[1]) ausgesprochen. Derselbe überzeugte sich nach seinen Angaben, dafs „die Entwicklung der cymes scorpioïdes von Symphytum peregrinum durch wiederholte Dichotomie des Scheitels einer Axillarknospe erfolge“. Es ist aber nicht sehr wahrscheinlich, dafs hier gegenüber den anderen Symphytumarten ein abweichendes Verhalten in der Entwicklung der Blütenstände stattfinden sollte. Ähnliche Beobachtungen wie Warming und Kaufmann machten Pedersen[2]) und Schumann.[3])

Čelakovsky,[4]) der, wie bereits oben erwähnt, aufs nachdrücklichste die sympodiale Natur der Boragineeninflorescenz verteidigt, kann allerdings nicht umhin, für S. officinale die von Goebel angegebenen entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen als vollkommen richtig anzuerkennen. Gleichwohl gibt er aber die monopodiale Entwicklung der Symphytuminflorescenz nicht zu, sondern sucht auch hier den Wickelcharakter zu beweisen, indem er pag. 367 schreibt: „Wenn aber der Vegetationspunkt so mächtig erscheint wie bei Symphytum (Goebel) oder gar bei Klugia oder Urtica, wo ebenfalls Wickeln vorliegen, so mufs man wohl annehmen, dafs der Vegetationspunkt bereits mehrere konsekutive Sprofsanlagen in sich enthalte, deren Anlegung noch mehr beschleunigt worden, so dafs eine Art Prolepsis der Sprofsanlagen im Vegetationspunkt stattfindet“. Es ist dies eine Anschauung, die bis zu einem gewissen Grade mit dem Grundprinzip der durchaus irrigen Evolutionstheorie vollständig übereinstimmt[5]). In einer später veröffentlichten Abhandlung[6]) sagt er: „Die für die Boragineenwickel überhaupt typische Entwicklungsweise habe ich auch bei Myosotis palustris, Heliotropium peruvianum und Symphytum officinale beobachtet. Bei sehr kräftigem Wachstum der Wickel kommt es aber nach G. Kraus und Goebel bei den genannten Gattungen vor, dafs die Blüten deutlich als seitliche Anlagen an einem vorgebildeten Monopodium entstehen (was ich nie gesehen habe, aber nicht im geringsten bezweifle). Es mufs aber diese Modifikation des Wachstums jedenfalls aus der gewöhnlichen Entwicklungs-

1) N. Kaufmann, Bot. Zeitg. 1869 pag. 885 (Referat).

2) Pedersen, Botanisk Tidsskrift 1878.

3) K. Schumann, Untersuchungen über das Boragoïd, a. a. O.

4) L. Čelakovsky, Über die Blütenwickel der Boragineen. Flora 1880 pag. 363.

5) Vergl. auch K. Goebel, Vergl. Entwicklungsgesch. der Pflanzenorgane, a. a. O. pag. 101.

6) L. Čelakovsky, Neue Beiträge zum Verständnis der Boragineenwickel. Flora 1881 pag. 489.

weise abgeleitet werden, da an der Wickelnatur der Boragineeninflorescenz nicht im geringsten mehr zu zweifeln ist". Dafs die Boragineeninflorescenzen phylogenetisch aus Wickeln hervorgegangen sind, wird ja in neuerer Zeit allgemein zugegeben; nur bildet das von Čelakovsky oben angeführte „sehr kräftige Wachstum der Wickel" nicht das Aufsergewöhnliche, wie er und mit ihm alle, die an der Wickelnatur der Boragineenblütenstände festhalten, annehmen, sondern in den weitaus meisten Fällen das Normale.

Vor einigen Jahren wurde die Entwicklung des Blütenstandes von Symphytum officinale neuerdings von Muth[1]) verfolgt. Derselbe kommt sowohl vom ontogenetisch-anatomischen wie vom phylogenetischen Standpunkte aus zu der Ansicht, dafs „der Blütenstand dieser Pflanze nicht als zu den monopodialen, sondern nach der üblichen Einteilung als zu den sympodialen gehörig, dem Wickel nahe verwandt, zu bezeichnen ist". Muth bezeichnet die von Goebel über S. officinale gemachten Angaben als unrichtig. Auf Seite 73 schreibt er mit Bezug auf Goebels Figur 32: „Diese entspricht, was das Ende der Inflorescenz und die Ausgliederungsweise der jungen Anlagen betrifft, den tatsächlichen Verhältnissen nicht. Derartige Bilder konnte der Verfasser weder an jungen noch an älteren Inflorescenzen beobachten etc.". Auf pag. 72 schreibt er: „Was die von Goebel angegebenen Gröfsenverhältnisse des Vegetationskegels im Vergleich zu den jüngsten Blüten betrifft, so mufs ich betonen, dafs dieselben vor allem sehr schwankend sind, und dafs eine auffallende Massigkeit des ersteren im Verhältnis zu den letzteren nirgends zu beobachten war. Besonders die Verhältnisse am Ende eines älteren Boragoïds, wie sie in Fig. 3 Tafel XI dargestellt sind, zeigen gerade das Umgekehrte".

Ich konnte bei den von mir untersuchten Präparaten ein „sehr schwankendes Gröfsenverhältnis des Vegetationskegels im Vergleich zu den jüngsten Blüten" bei allseitiger Beobachtung der Inflorescenzspitze nicht wahrnehmen, insofern eine deutlich merkbare Gröfsendifferenz zwischen dem ersteren und den letzteren sich zeigte. Freilich sind Gröfsenschwankungen nicht unmöglich, indem bekanntlich wechselnde Ernährungsbedingungen verschieden auf die Entwicklung der Inflorescenz einwirken: bei einigermafsen günstiger Ernährung tritt der monopodiale Charakter der Inflorescenz stets deutlich hervor; bei mehr oder weniger ungünstiger Nahrungszufuhr wird die Gröfsendifferenz zwischen dem Vegetationspunkt und den jüngsten Blüten

1) Fr. Muth, a. a. O. pag. 85.

entsprechend geringer sein. Muth scheint seine Versuchspflanzen unter sehr wechselnde, im allgemeinen aber ungünstige Wachstumsbedingungen gebracht zu haben. Was alte Inflorescenzen betrifft, so habe ich bereits auf Seite 401—402 angeführt, dafs bei solchen (von S. tuberosum) die Gröfsendifferenz fast ebenso deutlich hervortritt als bei jungen Inflorescenzen, und ähnlich sind die Verhältnisse bei S. officinale und S. asperrimum (nach Goebel), was mit Muths Angaben in direktem Widerspruch steht. Allerdings waren meine Versuchspflanzen unter normal günstigen Bedingungen kultiviert.

Weiter unten (pag. 72) führt Muth aus, dafs bei Anlage der Blüten ein Ausgliederungsmodus vorkommt, bei dem der Vegetationspunkt in zwei ungefähr gleiche Hälften geteilt wird. Goebels Ansicht, dafs die Angaben über die Dichotomie des Boragineeninflorescenzvegetationspunktes überhaupt auf unvollständiger Beobachtung beruhen, sei infolgedessen nicht richtig. Doch mufs auch ich nach meinen Untersuchungen die Ansicht Goebels bezüglich der meisten Boragineengattungen teilen. Von einer echten Dichotomie (im Sinne von Kaufmann) könne aber nach Muths Auffassung auch nicht die Rede sein; denn eine vollkommene Gleichheit der beiden „Teilprodukte" finde nicht statt und „die Teilung des Vegetationspunktes in zwei ungefähr gleiche Hälften" werde oft nicht eingehalten; es kämen vielmehr alle Verhältnisse in der Gröfse der „Teilprodukte" vor. Eine Teilung der Inflorescenzspitze findet aber nicht statt. Das führt auch Goebel[1]) in seiner Entgegnung auf Muths Angriffe aus: „... Nur bei Oberansichten macht es den Eindruck, als ob eine »Teilung« des Vegetationspunktes eintreten würde. Die Seitenansichten zeigen, dafs die »Teilung« nicht auf die ganze Flanke herunter geht". Pag. 261 schreibt Goebel: „Vorausgesetzt nun, dafs eine »Teilung« eintreten würde, bei der stets ein Teilstück gröfser als das andere ist, so würde das letztere als Seitensprossung des ersteren erscheinen, welches als der fortwachsende Vegetationspunkt des Sympodiums betrachtet werden kann. Dies war die Auffassung, zu der ich früher gelangte und die ich auch jetzt wieder bestätigt finde, wenn ich aufgehellte Enden von Boragoïden unter Drehung von allen Seiten her betrachte. Ich fand es nicht bestätigt, dafs — wie Muth angibt — eine »Teilung« des Vegetationspunktes des Boragoïds eintritt, wobei die Teilstücke dann zu einzelnen Blüten auswachsen würden. Vielmehr bleiben die Basalstücke der Blüten von Anfang

1) K. Goebel, Zur Entwicklungsgeschichte des Boragoïds. Flora 1902, pag. 255—263.

an miteinander in Zusammenhang, das Sympodium ist nicht ein nachträglich entstehendes, sondern ein „congenitales“. Darin ist auch begründet, dafs das zur Blüte (mit freiem Stielteil) werdende Stück bei allseitiger Betrachtung kleiner erscheint als der Rest“.

Über die Anlage der Kelchspirale bei der Gattung Symphytum liegen Angaben von Schumann und Muth vor. Schumann[1]) schreibt in seiner Abhandlung „Neue Untersuchungen über den Blütenanschlufs“ darüber folgendes: „Von denjenigen Gattungen, welche der Begleitblätter entbehren, habe ich nur Symphytum genauer untersucht und gefunden, dafs bei dieser Gattung wenigstens zuweilen eine Abänderung in der Kelchanlage bemerkt wird. Ich beobachtete und sehe aus der betreffenden Figur, dafs auch Goebel (in den Arbeiten des bot. Inst. in Würzburg t. XII Fig. 32, jüngste Anlage auf der rechten Seite) dieselbe Erfahrung aufgezeichnet, wenn auch nicht ausdrücklich bemerkt hat, dafs zuerst ein Kelchblatt an der freien Aufseenseite des Primordiums auftritt (Taf. VII Fig. 15, s_1) und dann ein zweites zwischen ihm (Taf. VII Fig. 15, s_2) und dem zweitfolgenden Primordium, das mit ihm auf gleicher Seite gelegen ist, und das noch mit dem vorausgehenden gegenüberliegenden und dem Vegetationspunkt in sehr enger Berührung steht. Erst nachher erscheint ein Kelchblatt in der Lücke zwischen der nächst vorausgehenden und nächst folgenden Blüte, also an der Stelle, welche bei den beblatteten Boragoïden von s_2 eingenommen wird“. Muth[2]) unterscheidet bezüglich der Kelchblattanlage bei Symphytum officinale vier Gruppen (s. o. pag. 393!). Was zunächst die dritte Gruppe anbetrifft — die beiden ersten Gruppen lagen aufserhalb des Bereichs meiner Untersuchungen —, so verweist Muth auf seine Fig. 14 Taf. X: „Die Kelchblätter entstehen an den Ecken und zwar im vorliegenden Falle s_1 oben und s_2 unten an den inneren Ecken, s_3 wird an der Ecke hinten, s_4 und s_5 in der Mitte seitlich angelegt. Wie weit hier eine Varianz stattfindet, vermag ich nicht zu entscheiden. In späteren Stadien, d. h. bei älteren Boragoïden, werden die Sepalen in der Regel, soweit ich konstatieren konnte, quincuncial s_1 vorn angelegt“. Zur vierten Gruppe bemerkt Muth, die Ausgliederungsweise sei hier fast stets quincuncial; nur selten trete eine Varianz in der Aufeinanderfolge der Kelchblätter ein, was Muth auf wechselnde Kontaktverhältnisse zurückführt.

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschlufs. Leipzig 1890 pag. 308.

2) Fr. Muth, a. a. O. pag. 88.

Beide Autoren, Schumann sowohl als auch Muth, stimmen nach dem Obigen darin miteinander überein, dafs nach ihren Beobachtungen zuweilen eine Abänderung in der Kelchanlage stattfindet, eine Varianz, die ich an keinem der von mir untersuchten Präparate beobachten konnte, indem sich mir immer derselbe Ausgliederungsmodus der Kelchanlage zeigte. Was diesen anlangt, so gibt Muth in den meisten Fällen quincunciale Entstehung der Kelchblätter an, und zwar soll die Kelchspirale vorn beginnen. Nach Schumann findet eine quincunciale Entstehung der Kelchanlage nicht statt, indem die beiden äufseren Kelchblätter zuerst (aber nacheinander) entstehen, während das nach innen gelegene erst an dritter Stelle sich entwickelt.

Nach meinen Beobachtungen ist die Entwicklung des Kelches analog der von Tiaridium und Heliotropium: s_1 entsteht auf der Aufsenseite der Blüte und zwar nach hinten, gegen die älteren Inflorescenzteile zu, wie dies auch Goebel angibt (vgl. pag. 392!); s_2 liegt innen, s_3 wiederum aufsen, aber nach vorn; s_4 entwickelt sich auf der Hinterseite der Blüte, s_5 auf deren Vorderseite, gegen die Inflorescenzspitze zu.

Die Inflorescenzen sowie die Kelchblätter der älteren Blüten sind bei der Gattung Symphytum reichlich mit Striegelhaaren ausgerüstet. Bei S. tuberosum zeigen die unteren Teile des Inflorescenzstieles Striegelhaare, die an ihrer Spitze hakenförmig eingekrümmt sind, ähnlich wie solche in Engler-Prantls natürlichen Pflanzenfamilien für den Kelch mancher Myosotisarten und das Blatt von Symphytum officinale beschrieben sind.[1])

Myosotis L.

Auch die Gattung Myosotis war wiederholt Gegenstand der Untersuchung. Die Resultate der verschiedenen Autoren gehen hier wie bei der eben beschriebenen Gattung z. T. nicht unerheblich auseinander. Kraus[2]) tritt für die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes von Myosotis ein, soweit es sich wenigstens um kräftig ernährte Individuen handelt. Kaufmann[3]), der von dieser Gattung M. palustris genauer untersuchte, betrachtet dagegen die Inflorescenzen derselben ebenso wie die von Symphytum als „cymes scorpioïdes“ und gibt echte dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze an. Im gleichen Sinne schreibt Warming[4]): „Vel betragter han de kraftigt

1) A. Engler und K. Prantl, a. a. O. pag. 73.
2) G. Kraus, a. a. O. pag. 121; s. auch o. pag. 398!
3) N. Kaufmann, a. a. O. pag. 885.
4) E. Warming, a. a. O. pag. 104; vgl. auch pag. 102!

voksende Svikler hos Heliotropium og Myosotis som Monopodier, medens jeg nærmest har fundet dichotomisk anlagte Sympodier".

Goebel[1]) fand seine Ansichten bezüglich der monopodialen Entwicklung des Boragineenblütenstandes insbesondere bei der Gattung Myosotis vollauf bestätigt. Er schreibt auf pag. 409: „Am einfachsten und klarsten liegen die Verhältnisse bei Myosotis und Symphytum. Besonders bei ersterer Pflanze bedarf es keiner durchsichtig machenden Mittel, sondern nur sorgfältiger Präparation und Betrachtung von allen Seiten, um die Verhältnisse zu erkennen. Die vorzugsweise untersuchte Art war M. hispida, von der die andern nicht abweichen. Die Inflorescenz ist kein Sympodium, sondern ein Monopodium. Sie besitzt einen fortdauernd tätigen Vegetationspunkt etc." Diese entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen wurden dann auch von Čelakovsky bestätigt (vgl. pag. 403!).

Mit diesen Angaben Goebels stimmen meine Beobachtungen insoweit überein, als auch ich die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes der Gattung Myosotis in allen Fällen bestätigt fand. Ich untersuchte zunächst M. palustris Roth; den Vegetationspunkt fand ich hier im Verhältnis zu den jüngsten Blütenanlagen viel massiger und gröſser als bei der Gattung Symphytum, und dieses Verhältnis zeigte sich mir bei allen präparierten Objekten, wenn ich dieselben von allen Seiten betrachtete; und ich war keineswegs bestrebt, etwa nur kräftige Exemplare auszuwählen. Weniger stark ausgebildet fand ich dagegen die Massigkeit des Vegetationspunktes bei einer anderen Form, einer Varietät von M. palustris, dem M. Rehsteineri. Aber auch hier hatte der Vegetationspunkt bei allseitiger Betrachtung ansehnlichere Gröſse und bedeutenderes Volumen als die beiden jüngsten Blütenanlagen. Da aber zwischen beiden Arten eine Verschiedenheit in der Quantität der Nahrungszufuhr, scheinbar wenigstens, nicht anzunehmen war, so ist bei M. Rehsteineri gegenüber M. palustris ein Rückschlag, bzw. ein weniger weit gediehener Fortschritt in der Ausbildung des Monopodiums zu konstatieren.

Von M. Rehsteineri, sowie von M. silvatica Hoffm. wurden auch alte, am Ende ihrer Entwicklung angelangte Inflorescenzen in Untersuchung genommen. Beide Arten zeigten den oben besprochenen Boragineen ganz entsprechende Verhältnisse: die Spitze der Inflorescenz mit den letzten Blütenanlagen kommt nicht mehr zu voller Entwicklung und vertrocknet; der Vegetationspunkt selbst ist deutlich gröſser als diese letzteren. Wie oben (pag. 396) angeführt, beobachtete Čelakovsky bei M. sparsiflora am Ende der Blütenstands-

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O.

entwicklung die Umwandlung des Inflorescenzvegetationspunktes in eine letzte Blüte. Dieses Verhalten scheint in der Armblütigkeit der genannten Art begründet zu sein. (Durch diese Annahme fände auch die geringere Ausbildung des Monopodiums bei M. Rehsteineri, welche gegenüber den anderen Myosotisarten eine mit weniger reichblütigen Inflorescenzen ausgestattete Zwergform darstellt, einigermafsen ihre Erklärung.) Die von mir untersuchten Myosotisarten, deren Blütenstände wie die der meisten Boragineen ziemlich reichblütig sind, und deren Blüten dichtgedrängt auf der Oberseite der Inflorescenzachse stehen, zeigten nie diese Erscheinung.

Was die Ausgliederung des Kelches anbetrifft, so weichen die von mir untersuchten Myosotisarten in auffallender Weise von den übrigen untersuchten Boragineen ab. Das erste Kelchblatt entwickelt sich nämlich immer auf der Aufsenseite der Blüte nach vorn, an der Stelle, wo bei anderen Boragineen s_3 steht. s_2 wird innen angelegt und ist infolge Kontaktwirkung meist aus der Mitte des Blütenhöckers etwas verschoben; s_3 steht aufsen nach hinten, wo bei anderen Boragineen s_1 sich entwickelt. s_4 liegt auf der Vorderseite der Blütenanlage gegen die Inflorescenzspitze zu; s_5 endlich entwickelt sich auf deren Hinterseite gegen die älteren Teile der Inflorescenz hin. Die Kelchspirale ist in beiden Blütenreihen ebenfalls gegenläufig und so kommt es, dafs der Verlauf derselben in beiden Reihen entgegengesetzt ist zu dem der übrigen Boragineen. Bei diesen verläuft die Kelchspirale auf der rechten Blütenreihe rechtsdrehend (im Sinne des Uhrzeigers), auf der linken Blütenreihe linksdrehend; bei jenen (und wahrscheinlich allen Arten der Gattung Myosotis) verläuft die Spirale auf der linken Blütenreihe im Sinne des Uhrzeigers, auf der rechten Reihe im entgegengesetzten Sinne.

Die Inflorescenzen von M. Rehsteineri sind fast ganz kahl; nur die Kelchblätter der älteren Blüten tragen vereinzelt kurze einzellige Haare. Bei M. palustris und M. silvatica beginnt dagegen die Behaarung der Inflorescenzachse schon kurz hinter der Spitze, und die Kelchblätter der älteren Blüten sind dicht mit Trichomen besetzt. Bei M. silvatica ist die Basis des Kelches weiterhin mit Haaren bedeckt, deren Spitze ähnlich wie die der am Blütenstandsstiele von Symphytum tuberosum sitzenden nach abwärts gekrümmt ist.

Mertensia Roth.

Die Inflorescenzen der Gattung Mertensia, über die bisher, soviel mir bekannt ist, keine Beobachtungen vorliegen, entwickeln sich eben-

falls monopodial. Als Untersuchungsobjekt wurden die Enden sowohl jugendlicher als auch vorgeschrittener und alter Blütenstände von M. sibirica (L.) G. Don verwendet. An jungen Inflorescenzen ist auch bei dieser Pflanze eine fortlaufende monopodiale Achse vorhanden, auf deren Oberseite die Blüten sich entwickeln. Den Gröfsenunterschied zwischen dem Vegetationspunkt und der jüngsten Blütenknospe fand ich zwar hier geringer als bei anderen Borragineen, aber trotzdem war ein solcher noch deutlich wahrnehmbar; auch bei alten Inflorescenzen ist der Vegetationspunkt noch als solcher zu erkennen. Den Abschlufs der Entwicklung bildet wiederum die Vertrocknung desselben zusammen mit den jüngsten Blüten.

Von M. lanceolata DC. standen mir nur ältere Inflorescenzen (und auch diese nur in geringer Zahl) zur Verfügung. Die hier herrschenden Verhältnisse sind aber offenbar dieselben wie bei der vorigen Art.

Die Kelchblattanlage entpricht bei der Gattung Mertensia vollkommen der von Heliotropium und Symphytum. Eine Behaarung der Inflorescenz fehlt bei beiden Arten vollkommen.

Die Ernährung der von mir zur Untersuchung benützten Pflanzen war eine günstige. Bei geringerer Nahrungszufuhr und bei weniger kräftiger Entwicklung der Pflanze dürfte indes hier ein mehr oder weniger weitgehender Übergang zur dichotomischen Verzweigung des Sympodiums eintreten.

Omphalodes Moench.

Die vorzugsweise untersuchte Art dieser Gattung war O. linifolia Moench. Diese zeigt wie alle anderen Arten der Gattung Omphalodes in der Entwicklung ihrer Inflorescenzen dieselben Verhältnisse, wie sie bei der Gattung Myosotis anzutreffen sind und von Goebel[1]) für diese letztere beschrieben wurden. Die Anlage zeigt auch hier deutlich, dafs die Inflorescenz von Anfang an dorsiventrale Beschaffenheit besitzt, insofern die jungen Blüten auf der Rückenseite der gemeinsamen Inflorescenzachse angelegt werden. Bei fortschreitender Entwicklung des Blütenstandes treten dieselben Veränderungen ein wie bei der Gattung Myosotis. Goebel beschreibt dieselben folgendermafsen: „Die hauptsächlichste Veränderung der Anlage gegenüber besteht in der Streckung derjenigen Teile der Inflorescenzachse, die zwischen den einzelnen Blüten liegen, mit anderen Worten, der Internodien der ersteren. Diese Streckung ist namentlich bei Myosotis

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O. pag. 412.

eine sehr beträchtliche. Die zweite Veränderung besteht darin, dafs die älteren Blüten sich meist um 90° herüberbiegen, somit die Blütenstiele der beiden Reihen, die vorher in zwei — annähernd — parallelen und auf der Rückenseite senkrechten Ebenen standen, in eine Ebene zu liegen kommen; ein Umstand, der, wie ich glaube, bei der Aufstellung der Wickeltheorie nicht ohne Bedeutung gewesen ist, da er die Stellung der Blüten einigermafsen verwischt. Schon vorher hat sich die Inflorescenzachse durch gesteigertes Wachstum ihrer Bauchseite gerade gestreckt. Dabei sind gewöhnlich die Blüten, welche an der Stelle stehen, wo die Geradestreckung beginnt, zugleich die im Aufblühen begriffenen, eine Erscheinung, die, wie ich glaube, für die Befruchtung der Blüten ebenso zweckmäfsig ist, wie jenes Herüberbiegen der älteren Blüten für die Ausstreuung des Samens".

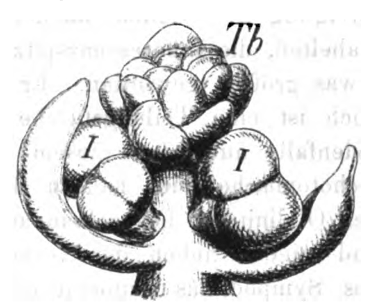


Fig. 10. Junge Inflorescenz von Omphalodes linifolia. Zu beiden Seiten der Terminalblüte *Tb* ist in der Achsel eines jeden Vorblattes je ein Boragoïd zur Entwicklung gelangt; beide Einzelboragoïde verzweigen sich dichotomisch. *I* erster Blütenhöcker des linken bzw. rechten Einzelboragoïds.

Aus dem Angeführten ist ersichtlich, dafs die vorherrschende Entwicklungsweise der Omphalodesinflorescenz die monopodiale ist. Der gleichen Ansicht ist auch Warming[1]), der bei anderen Borragineen eifrig bestrebt ist, die Wickel- und Dichotomietheorie zu retten. Er schreibt darüber: „... vel benævner han Sviklerne hos Omphalodes (og Solanum nigrum) »dichotomisk anlagte Sympodier«, medens jeg hyppigere har fundet Sideforgrening". Kraus[2]), der ebenfalls die Omphalodesinflorescenz näher untersuchte, gibt das Gegenteil an. Doch, fährt er weiter unten fort, könne man in manchen Fällen im Zweifel sein, ob nicht die scheinbare Dichotomie durch das Hervortreten einer Seitenachse dicht unter dem Vegetationskegel hervorgebracht sei.

Neben dieser gewöhnlichen monopodialen Entwicklungsweise des Sympodiums aber beobachtete ich bei der gleichen Art und an Individuen, welche unter äufserlich gleichen, günstigen Bedingungen

1) E. Warming, a. a. O. pag. 104. — Natürlich verlangt es Warmings Theorie, dafs er auch die Inflorescenzen von Omphalodes ebenso wie die von Tiaridium indicum als „pseudomonopodiale" Sympodien betrachtet.

2) G. Kraus, a. a. O. pag. 121.

kultiviert waren, einen sehr wesentlichen Übergang zur dichotomischen Gabelung der Inflorescenzspitze, zur ursprünglichen Wickel. Fig. 10 zeigt die genaue Wiedergabe eines solchen Falles. In der Achsel der beiden Vorblätter der Terminalblüte *Tb* entwickelt sich je ein Boragoïd. Das linke dieser beiden Boragoïde hat bereits eine Blütenanlage *(I)* vollkommen ausgegliedert, während die Spitze der Inflorescenz im Begriffe steht, durch dichotomische Gabelung eine zweite Blütenanlage und eine neue Spitze des Sympodiums zu bilden. Die Teilungsfurche ist bereits deutlich sichtbar. Das rechte Boragoïd befindet sich in der Entwicklung dem linken gegenüber etwas zurück. Die erste Blütenanlage *(I)* tritt schon deutlich hervor, ist jedoch noch nicht vollständig vom Vegetationspunkt abgetrennt. Die Verzweigung war offenbar auch hier eine dichotomische; nur ist der eine Gabelteil, die Inflorescenzspitze, infolge rascheren Wachstums bereits etwas gröfser geworden. Er schickt sich an, sich weiter zu teilen; doch ist eine Teilungsfurche noch nicht zu erkennen. Indes wird jedenfalls auch bei diesem Boragoïd die Weiterverzweigung eine dichotomische oder nahezu dichotomische sein. So findet man also bei O. linifolia bei scheinbar gleichen Wachstumsbedingungen hin und wieder neben der vorherrschenden monopodialen Entwicklung des Sympodiums Inflorescenzen mit echter dichotomischer Teilung der Inflorescenzspitze.

Leider konnte ich nicht mehr am Ende ihrer Entwicklung angelangte Inflorescenzen von O. linifolia in Untersuchung nehmen, um mich über das Schicksal des Inflorescenzvegetationspunktes zu informieren. Doch standen mir einige solche von O. verna Moench, einer Art, die durch die Armblütigkeit ihrer Inflorescenzen vollkommen an das von Čelakovsky beschriebene Myosotis sparsiflora erinnert, zur Verfügung. Zur Untersuchung junger Entwicklungszustände war es hier schon zu spät; an völlig entwickelten Blütenständen dieser Art aber konnte ich einen Vegetationspunkt nicht wahrnehmen. Eine Verletzung der Inflorescenzspitze war nirgends zu sehen. Somit scheint hier, ähnlich wie dies Čelakovsky für M. sparsiflora angab, der Vegetationspunkt vollständig in eine letzte Blüte sich verwandelt zu haben, die den Abschlufs der Inflorescenz bildet. Wenn man dieses Verhalten der am Ende ihrer Entwicklung angelangten Inflorescenzen der beiden letztgenannten Pflanzen mit dem vergleicht, welches so viele andere Boragineen mit reichblütigen Inflorescenzen bei Abschlufs der Blütenbildung zeigen, so wird man als Ursache desselben die Armblütigkeit dieser beiden Arten annehmen dürfen.

Die Entwicklung der Blüten findet bei O. linifolia ziemlich rasch statt. Die Kelchblattanlage fand ich des öfteren übereinstimmend mit Symphytum. Häufiger zeigte sich jedoch eine scheinbare Drehung der ganzen Kelchspirale, insofern als das erste Kelchblatt zwar auf der Aufsenseite der Blüte, aber nicht nach hinten, sondern rein seitlich gelegen war, also an der Stelle, die z. B. bei Symphytumblüten zwischen s_1 und s_3 liegt. Bei der Terminalblüte scheint, wenigstens in Fig. 10 *Tb*, das erste Kelchblatt auf der Hinterseite gelegen zu sein, die Kelchblätter ebenfalls in quincuncialer Reihenfolge sich zu entwickeln. Ob dies jedoch eine konstante Erscheinung ist, habe ich nicht ermittelt.

Die entwicklungsgeschichtlichen Erscheinungen, wie sie an den obigen Arten geschildert wurden, treffen in der Hauptsache auch für diejenigen Boragineen zu, deren Blütenstände zu den sogenannten „beblätterten Wickeln“ gehören. Die meisten Autoren haben zwar besonders für diese dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze festgestellt; Goebel[1]) hat indes auch hier die Entwicklung der Inflorescenz genau verfolgt und nachgewiesen, dafs die Angaben über Dichotomie ungenaue sind. Die Entwicklung des Sympodiums findet nach seinen Angaben auch bei den mit beblätterten Inflorescenzen ausgerüsteten Boragineen in monopodialer Weise statt, insofern die Inflorescenz einen „einzigen apikalen, während des ganzen Wachstums derselben funktionierenden“ Vegetationspunkt besitzt, auf dessen Oberseite abwechselnd rechts und links die Blütenanlagen als seitliche Auszweigungen hervorsprossen. Nur ist derselbe bei ihnen (bei Anchusa und noch mehr bei anderen Arten) im Verhältnis zu den jüngsten Blüten noch kleiner als bei den Boragineen, deren Inflorescenzen der Begleitblätter entbehren. Daraus ist zu ersehen, dafs jene eine niedrigere Stufe in der phylogenetischen Fortentwicklung zum Monopodium einnehmen und somit dem ursprünglichen Typus näher stehen als diese. Es ist auch klar, dafs unter ungünstigen Verhältnissen hier ein Rückschlag zur dichotomischen Verzweigung leichter erfolgt als bei den nackten Boragineeninflorescenzen.

Überblickt man die ganze Streitfrage, so wird man nach meiner Auffassung zu folgendem Resultate gelangen: Die Blütenstände der Boragineen sind offenbar von Wickeln abzuleiten, deren Verzweigung durch dichotomische Gabelung der Inflorescenzspitze zustande kommt. Im Laufe der Stammesgeschichte hat sich jedoch die sympodiale

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O.

Ausbildung der Inflorescenz zu einem dorsiventralen[1]) Monopodium weiterentwickelt. Bei den meisten Boragineen, deren Inflorescenzen Begleitblätter besitzen, blieb diese phylogenetische Fortbildung auf einer niedrigen Stufe stehen; der monopodiale Charakter der Inflorescenz tritt weniger deutlich hervor. Dagegen entwickeln sich die Blütenstände von Symphytum und die der meisten Boragineen mit nackten Inflorescenzen rein monopodial. Unter diesen nimmt Omphalodes linifolia (und vielleicht noch andere Omphalodesarten) insofern eine etwas isolierte Stellung ein, als bei dieser Pflanze selbst unter äufserlich gleich günstigen Bedingungen neben der vorherrschenden monopodialen Ausbildung des Sympodiums gelegentlich auch dichotomische Verzweigung der Inflorescenzspitze vorkommt. Am ausgeprägtesten ist dieser Fortschritt bei den Blütenständen von Tiaridium indicum und Heliotropium europaeum, wo der monopodiale Charakter der Inflorescenz stets unverkennbar ist. — Von beachtenswerter Bedeutung erscheint bei der Beurteilung der ganzen Frage der Umstand, dafs unter ungünstigen Wachstumsbedingungen ein mehr oder weniger bemerkbarer Rückgang in der Ausbildung des Monopodiums eintritt. Ebenso wird bei zunehmender Erschöpfung des Inflorescenzvegetationspunktes (an alten Inflorescenzen) sowie bei zunehmendem Alter des ganzen Individuums (vgl. Heliotropium peruvianum) das Gröfsenverhältnis zwischen dem Vegetationspunkt und den jüngsten Blüten bis zu einem gewissen Grade verringert. Bei reichblütigen Inflorescenzen, wie sie den meisten Boragineen zukommen, verkümmert der Inflorescenzvegetationspunkt samt den letzten Blüten; bei armblütigen (Myosotis sparsiflora nach Čelakovsky, Omphalodes verna) dagegen

---

1) Die Dorsiventralität der Boragineeninflorescenz, die schon im Vegetationspunkt zum Ausdruck kommt, mufs nochmals betont werden. Besonders deutlich ist dieselbe bei den mit Begleitblättern versehenen Inflorescenzen zu erkennen: Die Ausgliederung der Blüten erfolgt auch hier auf der Oberseite der Inflorescenzachse, nur entstehen sie tiefer am Vegetationspunkt als dies bei den mit blattlosen Inflorescenzen ausgerüsteten Boragineen der Fall ist (vgl. Goebel, a. a. O. pag. 416: „Es könnte den Anschein haben, als erfolge die Verzweigung in der Tat, wie dies von denjenigen, welche eine Dichotomie annehmen [Kaufmann, Kraus, Pedersen, Warming], behauptet wird, in einer Ebene. Dieser Anschein rührt daher, dafs die Blütenanlagen nicht wie bei Myosotis etc. unmittelbar auf der breiten Rückenseite selbst stehen. Sie entspringen mehr seitlich und tiefer am Vegetationspunkt [d. h. mehr gegen die Bauchseite hin] als bei Symphytum etc."). Die Begleitblätter, die schon vor den entsprechenden Blüten am Vegetationspunkt entstehen, sind auf den Flanken desselben („auf dem unteren Teile derselben gegen die Bauchseite hin") inseriert, während die Bauchseite der Inflorescenz vollkommen frei von irgendwelchen Organanlagen ist.

scheint derselbe beim Abschlufs der Inflorescenzentwicklung in eine letzte entwicklungsfähige Blüte sich zu verwandeln.

Die Entwicklung der Blütenstände der Solanee Hyoscyamus niger L.

Im Zusammenhang mit den Boragineeninflorescenzen wurden meist auch die Blütenstände der Familie der Solaneen in den Bereich der Untersuchungen einbezogen und eingehend erörtert. Unter diesen gleichen besonders die Inflorescenzen der Gattung Hyoscyamus völlig den „beblätterten" Boragoïden, weshalb sie auch von den verschiedenen Autoren eine verschiedene Erklärung fanden. Die meisten der älteren Forscher hielten dieselben, ebenso wie die mit Begleitblättern versehenen Boragineeninflorescenzen, für echte Wickel und behaupteten, dafs die Verzweigung derselben durch Dichotomie erfolge. So auch Kraus und Warming. Der erstere schreibt in seiner schon oben wiederholt zitierten Abhandlung[1]: „Unzweideutige Dichotomie findet, wie Kaufmann wenigstens für Anchusa richtig angibt, bei den beblätterten Wickeln statt (Anchusa, Cerinthe, Borago, Hyoscyamus). Ein an der zur Blüte gewordenen Hauptachse entstandenes Blatt trägt in seiner Achsel einen anfangs halbkugeligen Vegetationskegel; derselbe verbreitert sich parallel der Blattfläche und teilt sich durch eine zur Blattfläche senkrecht stehende Ebene in zwei anfänglich gleiche Kegel. Der eine wird zur Blüte, der andere bildet unter 90° zum vorigen Blatt ein neues und in dessen Achsel die Dichotomie wie vorher. Die Dichotomialebenen stehen also senkrecht aufeinander und auf der Blattfläche; es erklärt sich daraus, dafs die Blätter stets zwischen sympodialer Achse und Blüte stehen".

Der letztere[2]) gelangt nicht nur bezüglich der Gattung Hyoscyamus, sondern auch bezüglich der ganzen Familie der Solaneen zu den gleichen Ergebnissen wie Kraus und fafst dieselben folgendermafsen zusammen: „Resultaterne af mine Undersøgelser over denne Familie ere altsaa disse: vedden sædvanlige Forgrening af de vegetativ Stengler ere knopperne ægte Sideknopper. I den nøgne svikkelformede Blomsterstand er det samme Tilfædet; i den blatbærende kraftige Svikkel hos Hyoscyamus ere de derimod kløvningsknopper, og Forgreningen en fortsat kløvning". Ähnliche Angaben macht auch Schumann.[3])

---

1) G. Kraus, a. a. O. pag. 122.

2) E. Warming, a. a. O. pag. 96—97.

3) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschlufs. Leipzig 1890 pag. 310.

Goebel[1]) beschreibt im Anschlufs an die Entwicklungsgeschichte der Borragineeninflorescenzen die der Gattung Hyoscyamus und tritt auch hier sowohl für die dorsiventrale Beschaffenheit des Blütenstandes als auch für die monopodiale Verzweigung seiner Spitze ein. Er macht darüber folgende Angaben: „Auch hier treffen weder die übliche Deutung der Inflorescenz als Wickel, noch Warmings Angabe über dichotomische Verzweigung zu. Der Vegetationspunkt der Inflorescenz hat am meisten Ähnlichkeit mit dem von Anchusa officinalis, nur ist er breiter und überhaupt massiger entwickelt als der der letzteren Pflanze. Infolgedessen sind bei richtiger Lage des Vegetationspunktes und allseitiger Betrachtung desselben die Verhältnisse hier auch relativ leicht zu erkennen. Wie dies für die einzelnen Borragineen oben angegeben wurde, sieht man die jüngsten Blütenanlagen als relativ kleine, durch ein Stück der Inflorescenzachse von einander getrennte Höcker auf der Rückenseite der letzteren auftreten, und man sieht deutlich, dafs von einer Dichotomie hier schon deshalb keine Rede sein kann, weil die Blütenanlage bei ihrem Sichtbarwerden viel kleiner ist als der Vegetationspunkt. Ein Bild, das die Erklärung als Dichotomie rechtfertigen würde, bietet sich auch hier wieder dann, wenn der Vegetationspunkt auf einer seiner Flanken liegt, aber nicht genau seitlich gesehen wird. Dann ist ein Teil desselben verdeckt, und es scheint, als ob er sich in zwei gleiche Hälften geteilt hätte, nämlich die (in Wirklichkeit zweitjüngste) Blütenanlage und den sich weiterteilenden Vegetationspunkt".

Diese Angaben Goebels wurden in neuerer Zeit von Muth[2]) für unrichtig erklärt. Derselbe sagt auf pag. 72: „Auf die bei Hyoscyamus niger und albus obwaltenden Verhältnisse, die sich nach den Ausführungen Goebels mit seinen Beobachtungen bei Symphytum officinale und Anchusa officinalis decken, werde ich in einer dem Abschlusse nahen Arbeit über die Entwicklung der Inflorescenzen und Blüten der Solaneen einzugehen Gelegenheit haben. Nur so viel sei hier bemerkt, dafs der Verfasser die Ansicht Goebels über die Inflorescenzen dieser beiden Solaneen nach seinen bisherigen Erfahrungen von Hyoscyamus niger ebensowenig teilen kann, wie seine diesbezüglichen Ausführungen über den Blütenstand der Boragineen".

Die angekündigte Abhandlung Muths ist bis jetzt nicht veröffentlicht worden. Gleichwohl sah ich mich veranlafst, eine erneute

1) K. Goebel, Über die Verzweigung dorsiventr. Sprosse, a. a. O. pag. 422—423.

2) Fr. Muth, Untersuchungen über die Inflorescenzen etc. von Symphytum offcinale, a. a. O.

Untersuchung und Prüfung der Verhältnisse am Inflorescenzvegetationspunkt von Hyoscyamus niger vorzunehmen, welche die Richtigkeit der obigen Angaben Goebels vollkommen bestätigten. Am deutlichsten wird sich dies zeigen, wenn wir die allerersten Entwicklungsstadien der Inflorescenz betrachten. Ich wählte zu meinen Untersuchungen mit Absicht solche Exemplare aus, die unter nicht sehr günstigen Bedingungen, in sandiger Erde, kultiviert wurden.

Fig. 11 zeigt eines der frühesten Stadien, auf welchem bereits die erste Blütenanlage als halbkugeliger Höcker vom Vegetationspunkt ausgegliedert worden ist. Man erkennt den deutlichen Gröfsenunterschied zwischen dem schon etwas eingekrümmten, sehr massigen Vegetationskegel und dem im Verhältnis zu diesem viel kleineren Blütenhöcker. Jede Blütenanlage wird begleitet von einem auf der Flanke der Inflorescenzachse stehenden Blatt, welches bereits vor Ausgliederung der Blütenknospe angelegt ist. Der Blüte I in obiger Figur entspricht das Blatt br_1. Weiterhin ist aber auf der br_1 gegenüberliegenden Flanke der Inflorescenzachse die Anlage eines weiteren Begleitblattes br_0 schon vorhanden, während eine Abgliederung der Blütenanlage O noch nicht zu erkennen ist.

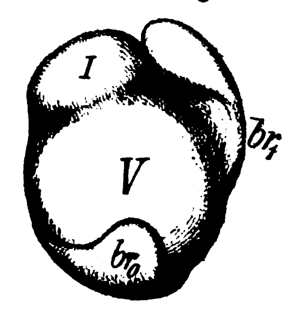


Fig. 11. Inflorescenzanlage von Hyoscyamus niger. V Inflorescenzvegetationspunkt; I erster Blütenhöcker, welcher eben erst auf der rechten Oberseite des Inflorescenzvegetationspunkts ausgezweigt wurde; br_1 der Blüte I entsprechendes Begleitblatt; br_0 Begleitblatt der noch nicht abgefurchten nächst jüngeren Blütenknospe.

Dafs es sich bei den Inflorescenzen von Hyoscyamus niger um eine ausgesprochen monopodiale Entwicklung handelt, steht, wie aus obiger Figur deutlich zu erkennen ist, aufser allem Zweifel. Ist dies schon bei unter ungünstigen Ernährungsbedingungen kultivierten Exemplaren der Fall, um so mehr wird der Inflorescenzvegetationspunkt bei Individuen, die günstigere Verhältnisse zu ihrer Entwicklung vorfanden, die jüngste Blütenanlage an Gröfse weit übertreffen.[1])

Ebensowenig als von Dichotomie die Rede sein kann, kann für diese Inflorescenzen die Wickeltheorie in Anwendung gebracht werden. Wie oben angedeutet, ist schon in Fig. 11 eine schwache Einkrüm-

1) Ich untersuchte auch ältere, in der Entwicklung weiter vorgeschrittene Inflorescenzen dieser Pflanze, die ganz ähnliche Verhältnisse zeigten, wie sie Goebel in der Abhandlung „Über die dorsiventrale Inflorescenz der Boragineen" (Flora 1880 pag. 419—427) beschrieben und abgebildet hat.

mung des Inflorescenzvegetationspunktes gegen die Bauchseite hin (in der Abbildung nach rechts hin) wahrzunehmen; deutlicher zeigt sich dieselbe, wenn man die Inflorescenzanlage von der Seite betrachtet. Und analog den Boragineeninflorescenzen wird diese Krümmung der Inflorescenzachse in einem nur wenig älteren Entwicklungsstadium sehr deutlich. Die Blüten stehen auch hier von Anfang an auf der Oberseite der Inflorescenzachse. Sie sind weniger dicht, als dies bei den meisten reichblütigen Inflorescenzen der Boragineen der Fall ist, aneinandergereiht und durch ein Stück der Inflorescenzachse vollkommen von einander getrennt. Die Begleitblätter stehen auf den Flanken der letzteren; ihre Stellung entspricht nach Goebel in der Hauptsache derjenigen von Anchusa. Die Blätter gehören keineswegs zu den Blüten, wie die Anhänger der Wickeltheorie behaupten, sondern zur Inflorescenzachse. Die Inflorescenz von Hyoscyamus niger (und das eigentliche „beblätterte" Boragoïd) ist, um mit Goebel zu sprechen, „nichts anderes, als ein zweizeilig beblätterter Sprofs, bei dessen Blättern aber, wenn es erlaubt ist, die bildliche Ausdrucksweise mancher »vergleichenden Morphologen« anzuwenden, die Achselsprosse, d. h. die Blüten, nicht vor der Mediane ihrer Deckblätter stehen, sondern auf die Rückenseite der Inflorescenzachse »verschoben« sind".

Über die Kelchblattanlage bei Hyoscyamus niger berichtet Schumann[1]): „Eine geringe Modifikation in der Kelchbildung der Boragoïdblüten bietet Hyoscyamus. An dieser Pflanze sah ich keine klare Sonderung der Kelchblätter in der ersten Anlage; ich bemerkte vielmehr eine Kragenbildung ohne scharfe Einschnitte, aus der später die Kelchblätter zwar in der geforderten Lage, aber gleichzeitig hervortraten". Ein gleichzeitiges Hervortreten sämtlicher Kelchblätter konnte ich an den von mir beobachteten Präparaten nicht bestätigen, insofern auch hier nach eingetretener Kragenbildung das erste Kelchblatt auf der Aufsenseite der Blüte nach hinten entsteht und erst dann successive, aber sehr rasch, die Anlage der übrigen Sepalen in der gewöhnlichen Weise erfolgt.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Inflorescenzen von Tiaridium indicum sind ausgesprochene dorsiventrale Monopodien. Dies ist durch die Auszweigungsweise der Blütenknospen nicht nur an ganz jungen Entwicklungsstadien des

---

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blütenanschlufs, a. a. O. pag. 307.

Blütenstandes, sondern auch am Ende älterer und alter Infloreseenzen deutlich zu erkennen. Auch der anatomische Bau spricht ganz für die monopodiale Entwicklung des Blütenstandes.

Bei Heliotropium europaeum liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Die Inflorescenzen dieser Pflanze sind ebenfalls stets dorsiventrale Monopodien.

Bei Heliotropium peruvianum zeigen die dorsiventralen Blütenstände junger Pflanzenindividuen monopodiale Verzweigungsweise; an älteren mehrjährigen Pflanzenstöcken dagegen findet ein mehr oder weniger weitgehender Rückschlag zur dichotomischen Gabelung der Inflorescenzspitze statt.

Die Gattung Symphytum besitzt unter äufserlich günstigen Wachstumsbedingungen ebenfalls rein monopodiale Blütenstände. Weniger ausgeprägt ist diese monopodiale Entwicklungsweise bei den Inflorescenzen von Mertensia.

Sehr deutlich dagegen ist dieselbe bei den Inflorescenzen reichblütiger Myosotisarten. M. Rehsteineri, dessen Blütenstände viel weniger reichblütig sind als die anderer Myosotisarten, zeigt auch viel weniger deutliche Ausbildung des Monopodiums.

Die bevorzugte Entwicklungsweise der Inflorescenzen von Omphalodes linifolia ist ebenfalls die dorsiventral-monopodiale. Doch findet man hin und wieder bei scheinbar gleichen Ernährungsbedingungen Exemplare, bei welchen die Entwicklung des Blütenstandes durch mehr oder weniger vollkommene dichotomische Gabelung der Inflorescenzspitze erfolgt. An vollständig entwickelten Inflorescenzen von O. verna konnte ein Vegetationspunkt nicht nachgewiesen werden; da eine Verletzungsstelle an keinem Präparat beobachtet wurde, scheint in vorliegenden Fällen der Vegetationspunkt der Inflorescenz in eine letzte entwicklungskräftige Blüte übergegangen zu sein.

Die Kelchblattspirale verläuft bei den Boragineeninflorescenzen antidrom in den beiden Blütenreihen. Sie beginnt bei allen untersuchten Gattungen, Myosotis ausgenommen, mit dem auf der Aufsenseite der Blüte nach hinten gelegenen Kelchblatt. Bei den untersuchten Arten der Gattung Myosotis dagegen entwickelt sich das erste Kelchblatt auf der Aufsenseite der Blüte nach vorn. Der Verlauf der Kelchspirale ist hier bei beiden Blütenreihen entgegengesetzt zu dem bei den übrigen Gattungen.

Die Inflorescenzen von Hyoscyamus niger, welche den sog. „beblätterten“ Boragoïden völlig gleichen, entwickeln sich auch in derselben Weise wie diese: sie sind dorsiventrale Monopodien.

Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden.

Von † Prof. Dr. Goroschankin.[1])

(Hierzu Tafel III.)

III. Chlamydomonas coccifera (Mihi).

Im April des Jahres 1893 stiefs ich in einem Graben des Moskauer botanischen Gartens auf eine Chlamydomonasart, die mir bis dahin noch nicht begegnet war und die, so weit ich aus der Literatur entnehmen kann, noch nicht beschrieben worden ist. Meine Untersuchungen über die Familie der Chlamydomonaden haben mich schon lange von der Unhaltbarkeit der heute gültigen Umgrenzungen der Gattungen dieser Familie überzeugt, zugleich aber auch mich darin bestärkt, dafs für eine besser begründete Systematik der Familie es noch so mancher Untersuchung bedarf. Deshalb will ich auch jetzt dem von mir gefundenen Vertreter der Familie der Chlamydomonadinae keinen neuen Gattungsnamen geben, sondern ihn vorläufig unter die Gattung Chlamydomonas stellen. Wir werden unseren Organismus Chlamydomonas coccifera benennen wegen seiner äufserst zahlreichen sphärischen Pyrenoide.

Chlamydomonas coccifera gehört zu den grofsen Formen der Chlamydomonadinae; der Durchmesser der vegetativen Individuen schwankt, in der Richtung der Längsachse gemessen, zwischen 22 und 28 μ. Somit erinnert diese Chlamydomonas durch ihre Gröfse, ebenso auch durch den Besitz einer deutlichen Zellhaut und eines Wärzchens an die von mir in der Umgegend Moskaus gefundene Chl. Braunii.[2]) Die Geifseln besitzen ebenfalls die Länge des Körpers und treten aus der Masse des protoplasmatischen Wärzchens hervor.

---

1) Der verstorbene Professor der Moskauer Universität J. N. Goroschankin hat eine Reihe nicht publizierter Arbeiten hinterlassen. Ein Teil derselben liegt fast druckreif vor, der andere in Form von Aufzeichnungen bedarf mehr oder weniger der Bearbeitung. Der Unterzeichnete, ein Schüler des Verstorbenen, wird keine Mühe scheuen, für die Veröffentlichung dieses wissenschaftlichen Nachlasses des unvergefslichen Lehrers. Wo nur möglich ist der Text des Autors unverändert beibehalten; auch die Abbildungen geben die Originalzeichnungen wieder. Alle erforderlichen Änderungen und Ergänzungen sind in Form von Anmerkungen gemacht und mit den Initialen des Herausgebers versehen. W. Arnoldi.

2) S. die Arbeit: Beiträge z. Kenntn. d. Morph. und Syst. der Chlam. I. Chlamydomonas Braunii. Moskau 1890. Bulletin de la Société des Naturalistes.

Der stäbchenförmige Augenfleck, ähnlich dem bei Chl. Braunii, liegt in der vorderen Hälfte des Körpers; die stets in Zweizahl vorhandenen Vacuolen befinden sich vorne, unter der Austrittstelle der Geifseln und sind immer deutlich zu beobachten. Der Chromatophor ist massiv, kelchförmig, nicht geteilt und reicht vorne fast bis zur Ansatzstelle der Geifseln hinan. Im kelchförmigen Chromatophor liegen 5—8, zuweilen noch mehr deutlich und scharf hervortretende Pyrenoide, die über dem ganzen Chromatophor zerstreut sind. Der Kern liegt in der Mitte des Körpers, wie bei Chl. reticulata.[1]) Abb. I Tafel III ist nach einem lebenden Individuum bei einer Vergröfserung von 750/1 gezeichnet. ClZnJ ruft in den vegetativen Zellen keine Färbung der Zellhaut hervor, Jod dagegen zeigt eine grofse Menge Stärkekörner an, die nicht nur das Pyrenoid umgeben, sondern auch im übrigen Chromatophore liegen.

Die ungeschlechtliche Vermehrung geschieht durch Teilung des Individuums in vier, seltener zwei Zellen; wenn die Tochterzellen schon ausgebildet sind, aber noch nicht aus der gemeinsamen Hülle ausgetreten sind, sind in jeder derselben schon zahlreiche Pyrenoide zu sehen.

Die geschlechtliche Differenzierung besteht bei Chl. coccifera in der Bildung von Heterogameten, die sich noch schärfer von einander unterscheiden als dies für Chl. Braunii bekannt ist. Die Gröfse der weiblichen Individuen schwankt zwischen 28 und 34 μ, und folglich sind dieselben gröfser als bei Chl. Braunii, deren Durchmesser 29 μ nicht übertrifft, am häufigsten aber 20—22 μ beträgt. Von besonderem Interesse ist jedoch der Umstand, dafs diese Makrogameten vollständig unbeweglich sind. Bei der Bildung der weiblichen Zelle aus der gewöhnlichen ungeschlechtlichen nimmt letztere bedeutend an Gröfse zu, dabei treten in ihrem Chromatophore Vacuolen auf, die bald gröfser werden und beträchtliche hellere Stellen im farblosen Protoplasma bilden. Auch die Pyrenoide werden gleichzeitig gröfser; ihr Durchmesser schwankt zwischen 7 und 10 μ. Zugleich nähert sich der Kern dem Vorderende der Gamete. Er wird von Fäden getragen, die von derjenigen Stelle des Chromatophoren ausgehen, an welcher die Pyrenoide gelegen sind. Der Protoplasmafaden, dem entlang später der männliche Kern gleiten wird, ist stets breiter als die übrigen Fäden. Die Geifseln verschwinden. Die beiden Vacuolen sind sehr

---

2) S. idem II. Ch. Reinhardi und seine Verwandten. Bull. de la Société des Natur. 1891.

deutlich und ihre Anwesenheit ermöglicht es, nur den vorderen Teil des Eies zu bestimmen, da das Wärzchen des vegetativen Individuums während der Gröfsenzunahme und der Umwandlung desselben in die Makrogamete sich gänzlich ausgleicht und die dünnste Stelle der Zellhaut gibt, durch die darauf die kleine männliche Gamete eindringt. Abb. 2 und 3 der Tafel zeigen die Veränderungen, denen die ungeschlechtliche Zelle bei ihrer Umwandlung in die Makrogamete unterliegt. Die Zeichnung 2 stellt den Anfang dieses Prozesses dar — das Auftreten der Vacuolen im Protoplasma, die Gröfsenzunahme und das Schwinden der Geifseln. Abb. 3 zeigt die schon zur Befruchtung fertige Makrogamete.

Die Länge der Mikrogameten übertrifft nie 7—9 μ; sie sind also kleiner als solche bei Chl. Braunii, wo sie die Gröfse von 9—15 μ haben. Sie sind mit einer Zellhaut bedeckt, besitzen Geifseln, die länger als der Körper sind, und ein ausgeprägtes Wärzchen. Ihr Protoplasma ist mit einem Chromatophor versehen, mit 1—2, seltener 3 Pyrenoiden, zwei pulsierenden Vacuolen und einem Kern. Zu ihrer Bildung teilt sich der Protoplast des ungeschlechtlichen Individuums in vier Zellen, die ihrerseits je vier neue Mikrogameten geben. Auf diese Weise bildet jede Zelle 16 Mikrogameten, wie dies an Abb. 4 der Tabelle zu sehen ist. Abb. 5 stellt die einzelne Mikrogamete dar.

Die Kopulation der Mikro- und Makrogameten erinnert an die verzögerte Kopulation von Chl. Braunii. Der unbeweglichen und sehr gewachsenen Makrogamete nähert sich die Mikrogamete und befestigt sich an jener dünnen Stelle der Zellhaut, die früher vom Wärzchen eingenommen wurde. Zwischen den Protoplasten der Gameten stellt sich eine Verbindung her und der Inhalt der männlichen Gamete beginnt langsam in die weibliche hinüberzufliefsen. Während dieses Übertretens bilden sich am Protoplasten der männlichen Gamete neue Zellhautschichten, die innerhalb der alten Zellhaut zu sehen sind. Sobald das männliche Protoplasma in die Makrogamete eintritt, scheidet letztere eine dünne Zellhaut aus, nach vollzogener Vereinigung der Protoplasten aber zieht sich die Zygote zusammen, wird dunkler und scheidet weitere Schichten der Zellhaut aus. Alle diese Schichten der Zygote, auch die innersten der Mikrogamete, nehmen durch ClZnJ eine schöne blaue Farbe an.

Wie bei Chl. Braunii die männlichen Gameten ihren Inhalt erst nach der Befruchtung und nachdem sich die Zygote mit einer Zellhaut bedeckt hat, entleeren (s. Gor. l. c. I Pl. XIV. 16a, Pl. XV. 17), so ergiefsen die Mikrogameten der Chl. coccifera ihren Inhalt in die

befruchtete und schon mit einer Zellhaut bedeckte Zygote. Man konnte beobachten, wie 2—12 kleine Gameten die Zygote umgaben. Wenn die ursprüngliche Zellhaut der weiblichen Zelle noch nicht aufgelöst war, neue Zellhäute sich aber schon gebildet hatten, so geht die Entleerung der männlichen Individuen unter der ersten Zellhaut von statten (s. Abb. 7), was bei Chl. Braunii nicht beobachtet wurde. Die junge Zygote hat einen dichten Inhalt und eine dunkelgrüne Farbe. Die Gröfse beträgt mit der Zellhaut 32—40 μ. Abb. 6 zeigt den Beginn der Vereinigung beider Gameten. Innerhalb der Mikrogamete sind deutlich die neuen Schichten der Zellhaut zu sehen. In der Makrogamete kann man mit Leichtigkeit die pulsierenden Vacuolen unterscheiden, in deren Nähe der männliche Protoplast hinübertritt. Abb. 7 repräsentiert eine Zygote mit schon ausgeschiedener Zellhaut; zwischen der äufseren und inneren Schicht sieht man den austretenden Inhalt der zweiten Mikrogamete. Abb. 8 zeigt bei stärkerer Vergröfserung den Prozefs der Befruchtung und die Vereinigung der Kerne. Der Unterschied in der Gröfse des männlichen und weiblichen Zellkernes fällt in die Augen. Das Volumen der Zygote hat sich stark verringert. Fig. 9 bildet die schon fertige Zygote mit der geschichteten Zellhaut ab.

Figurenerklärung der Tafel III.

Die Abbildungen 1—7 und 9 sind bei einer Vergröfserung von 750/1 abgebildet, die Figur 8 bei einer 1000maligen Vergröfserung. Mikroskop Zeifs. C. oc. 12, ob. 4,0 und 2/1,30.

Fig. 1. Ein ungeschlechtliches Individuum.

Fig. 2. Eine in Ausbildung begriffene Makrogamete.

Fig. 3. Eine befruchtungsreife Makrogamete.

Fig. 4. Bildung der Mikrogameten.

Fig. 5. Zwei Mikrogameten.

Fig. 6. Der Befruchtungsvorgang. Erste Vereinigung der Makro- und Mikrogometen.

Fig. 7. Dasselbe. Man sieht auch eine zweite Mikrogamete.

Fig. 8. Ein späteres Stadium der Befruchtung. Eine Vereinigung der männlichen und weiblichen Kerne. Pikrinkarmin.

Fig. 9. Eine Zygote mit mehrschichtiger Membran. (W. A.)

Blütenbiologische Untersuchungen.

Von

Dr. Carl Detto.

II.

Versuche über die Blütenorientierung und das Lernen der Honigbiene.

1. Die Hauptgesichtspunkte für die Beurteilung des Verhaltens der Biene auf den Pflanzen.

Wenn eine junge Biene, nachdem sie sich in der Umgebung ihres Stockes hinreichend orientiert hat[1]), zum ersten Male einen Fernflug unternimmt, so werden es in der Regel die leuchtenden Farben einer blühenden Pflanze sein, die ihren Weg bestimmen; sie wird diesen Blüten zueilen und dort Nektar und Pollen oder eines von beiden sammeln. Dafs für das Auffinden der Blüten beim Fernfluge der Bienen oder, wie man zu sagen pflegt, dafs bei der Anlockung der Bienen aus der Ferne die Farben der Blumen mafsgebend sind, das darf als Tatsache gelten, nachdem Forel, Andreae, Giltay und Kienitz-Gerloff (l. c.) die Einwände Plateaus widerlegt haben.

Aber nachdem eine Biene mehrmals denselben Pflanzenstock besucht hat, steht sie in einem anderen Verhältnisse zu ihm als beim ersten Fernfluge dahin. Wurde sie das erstemal gewifs ausschliefslich von der Farbe veranlafst, die Pflanze aufzusuchen, so spielt nach einem, gewifs aber nach mehreren Flügen die Farbe nur mehr eine bedingte Rolle; wir haben es jetzt mit einer eingeflogenen Biene zu tun, welche zu dem Pflanzenstocke auch zurückkehren würde, wenn wir sämtliche Blüten und Knospen an ihm entfernten. Denn eine Biene besitzt jene Fähigkeiten im ausgeprägtesten Mafse, die man (mit dem Bewufstsein, keine psychologische Hypothese vornehmen zu wollen, sondern nur eine bequeme Benennung von Tatsachen) sehr wohl als Ortssinn und Gedächtnis bezeichnen kann. Darüber geben

---

1) Vgl. über den Orientierungsflug der jungen Bienen v. Buttel-Reepen, 1900; weiteres über das Sehen der Honigbiene 1908 pag. 93 f.

die Arbeiten von Forel und besonders die v. Buttel-Reepens umfassende Auskunft, und der erstgenannte wies nach, dafs Plateau sich durch das Gedächtnis der Tiere über die Bedeutung der Farbe habe täuschen lassen.

Wenn wir eine von zahlreichen Bienen besuchte, bereits einige Tage in Blüte stehende Pflanze beobachten, so werden wir fast stets eingeflogene Individuen vor uns sehen, Individuen also, für welche das Vorhandensein der Blumenfarbe für das Wiederauffinden der Sammelstelle nach Rückkehr vom Stocke keine besondere Bedeutung mehr hat, da ihnen die Konfiguration des Weges, den sie mehrmals geflogen sind, genügend sichere Anhaltspunkte bietet, eine bestimmte Stelle leicht wieder aufzufinden. Überwachen wir aber eine Pflanze von der ersten Stunde des Aufblühens an, so würden wir Bienen beobachten können, welche nur der weithin leuchtenden Farbe folgend herbeikämen. Wir wollen diese Individuen gegenüber den eingeflogenen als Neulinge bezeichnen.[1])

Auf den Unterschied zwischen solchen Neulingen und eingeflogenen Bienen will ich kurz eingehen, weil eine Vernachlässigung desselben unbedingt zu Widersprüchen führen mufs und weil einer solchen Vernachlässigung auch die an der Farbentheorie geäufserten Zweifel entspringen.

Wenn man an einer von Bienen gut besuchten Pflanzé sämtliche Blüten mit Blättern verhüllt, so werden dennoch die Bienen nach nicht langer Zeit die Blüten wieder auffinden. Dabei ist zweierlei zu beachten, erstens dafs die kurz vorher abgeflogenen Individuen überhaupt, also zur Pflanze zurückkehren, zweitens dafs die Blüten wieder gefunden werden.

Dafs die Tiere wiederkehren, auch wenn die Farben inzwischen verdeckt werden, ist kein Beweis gegen die Farbentheorie, sondern ein Beweis für den Ortssinn der Bienen. Denn wie besonders v. Buttel-Reepen zeigte, ist der Ortssinn der Honigbiene ganz aufserordentlich entwickelt, und wir haben es in einem solchen Falle eben mit eingeflogenen Tieren zu tun, denen nicht nur die Blüten und Farben der besuchten Pflanze, sondern auch der Standort derselben aufs genaueste bekannt ist. Daran ist nun, nach allem, was vom Geruchssinn der Honigbiene feststeht, gewifs nicht zu denken, dafs die nach der Verhüllung der Blüten aus der Ferne ankommenden Bienen durch den Geruch der Blüten herbeigezogene Neulinge seien; es kann sich

1) Diesen Ausdruck benutzte auch Giltay (l. c. pag. 378); die auf eine bestimmte Sammelstelle eingeflogenen Bienen nennt er „Habitués“.

in einem solchen Falle nur um zurückkehrende Bienen handeln, um eingeflogene Exemplare. Schon ein Achtgeben auf das Benehmen der Tiere im Anfluge an die Pflanze würde uns zeigen, dafs es nicht Neulinge sind. Eine eingeflogene Biene kennt die Pflanze in allen ihren Teilen, d. h. sie hat ein ganz bestimmtes Benehmen in der Nähe derselben. Als ich eine von Bienen stark besuchte Rudbeckia laciniata längere Zeit beobachtet und das Benehmen der Tiere auf dieser Pflanze kennen gelernt hatte, sah ich ein Exemplar herbeifliegen, das sich in einer auffallenden Art auf das äufsere Ende des Kelches eines Köpfchens setzte, dort herumlief und dann wieder abflog. Alle Rudbeckia-Bienen dagegen flogen in der Regel mitten auf den Kelch und krochen unverzüglich auf den Nektar spendenden Scheibenblütenkegel zu, falls sie nicht auf diesen selbst anflogen. Es geht daraus hervor, dafs jenes Exemplar keine auf Rudbeckia eingeflogene Biene gewesen war.

Wenn also eine Pflanze mit verhüllten Blüten noch von fernfliegenden Bienen aufgesucht wird, so liegt das nicht daran, dafs die Farbe der Blüten beim Anlocken von Bienen keine Rolle spielte (denn Neulinge werden in der Tat so angelockt), sondern die Erklärung ergibt sich daraus, dafs die von ferne herankommenden Tiere eingeflogene sind, d. h. solche Individuen, welche bereits vor der Verhüllung der Blumen auf der Pflanze gesammelt hatten und welche daher nicht nur die Blüten, sondern auch den Ort der Pflanze kennen. Bethe (l. c. pag. 67) schob einen beweglichen Bienenstock, dessen Insassen eifrig ein- und ausflogen, plötzlich um ein gröfseres Stück (2 m) aus seiner gewöhnlichen Stellung zurück. Die Folge war, dafs sich ein dichter Knäuel zurückkehrender Bienen an der Stelle bildete, wo sich für gewöhnlich das Einflugsloch des Stockes befunden hatte.

In überzeugender Weise hat v. Buttel-Reepen diese merkwürdige Erscheinung aus dem hochentwickelten optischen Orientierungsvermögen und aus dem Ortssinne der Honigbiene abgeleitet. Ich verweise auf die eingehenden Darlegungen und Versuche dieses Forschers, welche auf das Unzweideutigste lehren, dafs aus dem Benehmen eingeflogener Bienen (und vermutlich gilt das auch für andere Insekten, gewifs für Hummeln und Wespen), nicht ohne weiteres Schlüsse auf die Bedeutung der Blumenfarben gezogen werden dürfen.

Aus welchen Gründen dagegen die zurückkehrenden oder auf der Pflanze inzwischen verbliebenen Bienen die eingehüllten Blüten wieder auffinden, das ist eine besondere, nur von Fall zu Fall kon-

trollierbare Frage. Es kommt dabei ganz auf die Pflanze, auf die Art der Verhüllung und andere besondere Bedingungen an. Erfahrungen an Rudbeckia lassen mich nicht bezweifeln, dafs die eingeflogenen Bienen nicht nur auf den Ort der Pflanze, sondern auch auf bestimmte Teile derselben eingestellt sind und dafs ihnen auch etwa ein Blütenstiel ebensogut wie die Farbe den Ort der Blüten sozusagen verrät. Die Tiere haben an jeder Pflanze ganz bestimmte Anflugsstellen und ganz bestimmte Merkmale, deren assoziative Wirkung ihre Bewegungen leitet. Betreffs der Versuche von Plateau an Dahlia vergleiche man die Nachuntersuchungen Forels (l. c.), aus denen hervorgeht, dafs in diesem Falle Gedächtnis und optische Orientierung das Auffinden der verdeckten Blüten ermöglichten.

Auf Grund der Untersuchungen v. Buttel-Reepens und Forels kann der Satz, dafs es die Farben der Blüten sind, welche die Bienen herbeilocken, nur in dem Sinne verstanden werden, dafs die Blumenfarben zwar die Ursache dafür sind, dafs Bienenbesuch überhaupt stattfindet, dafs er aber nur ganz bedingte Giltigkeit hat für solche Bienen, welche, einmal herbeigelockt, die Pflanze dauernd weiter besuchen. Oder mit anderen Worten: die Farben ziehen die Bienen herbei, aber sie sind nicht notwendig, um die einmal herbeigelockten Tiere zur Wiederkehr zu veranlassen, weil auf die eingeflogene Biene aufser der Farbe noch andere Orientierungssignale für das Auffinden der bereits besuchten Pflanze einwirken. Die Farbe ist notwendig für das Herbeilocken der Neulinge, der suchenden Bienen,[1]) nicht unbedingt für die einmal eingeflogenen Individuen.

Ist es nun gewifs, dafs eine buntblumige Pflanze, deren Kronenblätter vom Beginne des Aufblühens an systematisch entfernt werden, keinen oder nur einen sehr unzulänglichen und ganz auf Zufall beruhenden Bienenbesuch sich würde verschaffen können (vgl. Gil-

---

1) Das gilt für Farbenblumen; indessen ist nicht zu vergessen, dafs auch Pflanzen mit sehr verdeckten und unscheinbaren Blüten (z. B. Ampelopsis, Rhamnus frangula) oft sehr stark von Bienen besucht werden. Nach dem, was über den Geruchssinn der Bienen bekannt ist (vgl. v. Buttel-Reepen, Forel), kann eine Fernanlockung durch den Geruch anscheinend nicht angenommen werden. Vielleicht handelt es sich hier um zufälliges Finden von seiten einzelner, denen andere folgen (man denke an die „Spurbienen"). Darwin (l. c. pag. 405 f.) beobachtete, dafs bunte Blüten (Linaria cymbalaria u. a.) erst von dem Momente an stark besucht werden, wo sie beginnen Nektar abzusondern. Sollte nicht der Nektargeruch der ersten heimkehrenden Besucher andere, noch nicht eingeflogene Individuen veranlassen, ihnen beim nächsten Ausfluge zu folgen?



tay, l. c.), so sind doch mit den Ursachen der Fernanlockung noch nicht diejenigen Bedingungen ohne weiteres aufgedeckt, welche der Biene bei ihrem Fluge von Blüte zu Blüte an derselben Pflanzenart, sei es derselben oder nah benachbarter Pflanzenstöcke, die Orientierung vermitteln.

Man wird zu der Ansicht geneigt sein, dafs, wie die Fernanlockung, so auch der Flug von Blüte zu Blüte durch die Farbe bestimmt werde. Darwin (l. c. Kap. XI) folgerte das z. B. daraus, dafs die Blüten von Lobelia erinus, wenn man die grofse, blau gefärbte Unterlippe wegschneidet, sofort nicht mehr besucht werden, während der Besuch der intakten Blumen fortdauert. Ich habe diesen Versuch bisher noch nicht wiederholen können; die Beobachtung ist gewifs richtig und läfst sich an jeder anderen Pflanze wiederholen (siehe unten). Ebenso gewifs aber ist, dafs nach nicht langer Zeit, nach einigen Stunden schon, sich in den meisten Fällen zunächst einige, nach und nach mehr Bienen finden werden, welche nun auch die kronenlosen Blüten besuchen, und zwar zunächst sehr eifrig, da diese Blüten infolge vorübergehender Vernachlässigung mehr Nektar enthalten als die fortwährend beflogenen. Denn die Biene akkommodiert sich sehr schnell an geänderte Bedingungen, sie lernt, wie man wohl mit einiger Vorsicht sagen darf; v. Buttel-Reepen hat dafür zahlreiche schöne Beweise erbracht, und ich habe am Schlusse dieses Aufsatzes einen Einzelfall ausführlich beschrieben, aus dem ein Einblick in den Prozefs dieser Akkomodation zu gewinnen ist.

Aus einem Versuche, wie ihn Darwin mit Lobelia ausführte, wird man sowohl für wie gegen die Farbentheorie Schlüsse ziehen können. Beobachtet man kürzere Zeit, so wird man sehen, dafs die kronenlosen Blüten von dem Momente an nicht mehr beflogen werden, wo man sie der farbigen Blumenblätter beraubte; folglich, wird man sagen, ist die Farbe notwendige Bedingung des Besuches. Dehnt man die Beobachtung auf längere Zeit aus, so wird man bald einige Bienen sehen, welche von den intakten Blüten auf die kronenlosen überfliegen und auch hier anhaltend saugen oder Pollen sammeln. Aus dieser Erscheinung wird man den entgegengesetzten Schlufs ziehen, dafs die Farbe gleichgültig sei, wenigstens für den Flug von Blüte zu Blüte der gleichen Art, also beim Fluge auf kurze Entfernungen. Man wird diesen Schlufs gestützt sehen durch die andere Tatsache, dafs die Bienen verschiedenfarbige Varietäten derselben Art durcheinander besuchen, wie Darwin (l. c. Kap. XI) z. B. für Dictamnus (rot und weifs) angibt und wie es sich bezüglich Honigbienen und verschiedener

Hummelarten z. B. an Althaea rosea (schwarz und rot) beobachten läfst. Ferner zeigt sich, dafs Bienen, welche auf Crataegus macracantha Nektar sammeln, in den meisten Fällen nicht auf die ebenfalls weifsen, sehr ähnlichen, aber ganz anders duftenden, zwischen die Crataegus-Dolden gesteckten Blüten der Deutzia Lemoini übergehen [1]) und dafs die auf Deutzia Nektar saugenden Individuen sich bezüglich Crataegus umgekehrt verhalten. Das alles legt die Vermutung nahe, dafs es der Geruch der Blüten sei, welcher die Bienen von einer Blüte zur anderen leitet, weil sich nur darin eine übereinstimmende Bedingung für diese sich widersprechenden Erscheinungen darzubieten scheint. Denn nach der Farbentheorie ist dieses Verhalten nicht verständlich, und ein anderes in die Ferne reichendes Sinnesorgan als das des Geruches ist bei den Bienen aufser dem Auge nicht bekannt. Aber man weifs, dafs das Geruchsvermögen der Honigbiene und wahrscheinlich auch der Bombusarten anscheinend nur auf sehr kurze Strecken, die nach Millimetern zu berechnen sind, reicht.[2]) Die Widersprüche müssen sich deshalb auf einem anderen Wege lösen. In den unten mitgeteilten Versuchen hoffe ich einiges zum Verständnis dieser Frage beitragen zu können.

Man wird, um das Verhalten der Bienen an den Blüten zu beobachten, in der Regel möglichst stark oder wenigstens gut besuchte Pflanzenstöcke auswählen. Aber gerade deshalb ist es, wie ich oben auseinandersetzte, unbedingt notwendig zu beachten, dafs man es in solchen Fällen stets mit längst auf die Pflanze und ihre Blüten eingeflogenen Tieren zu tun haben wird und dafs man zu völlig falschen Schlüssen kommt, wenn man diesen Umstand vernachlässigt.[3]) Denn das Gedächtnis und das Lernvermögen spielen eine sehr wichtige Rolle in dem Verhalten dieser Insekten. Auf eingeflogene Bienen beziehen sich auch die hier zu besprechenden Beobachtungen, welche im Sommer 1904 ausgeführt wurden. Sie erlauben auf das Verhalten von Neulingen nur einen indirekten Schlufs; denn wenn man mit solchen experimentieren wollte, wäre ein Pflanzenstock zu benutzen, der von allen seiner Art im Sammelbereich eines Volkes zuerst zu blühen begänne, und man hätte zu untersuchen, wie sich solche Bienen verhalten, welche, von den Blüten aus der Ferne herbeigezogen, zum ersten Male von der zu-

1) Vgl. den ersten Aufsatz dieser Reihe, Abschnitt 6 pag. 322.

2) Vgl. v. Buttel-Reepen, Forel, Lubbock und die unten erwähnten Versuche an Rudbeckia mit Heliopsiskegeln.

3) Wie bereits Forel und Giltay hervorgehoben haben.

nächst beflogenen Blüte auf die folgenden übergehen. Solche Versuche lassen sich aus naheliegenden Gründen sehr schwer ausführen, um so mehr, wenn man keine selbstüberwachten Bienenstöcke zur Verfügung hat.

Im Folgenden werde ich den Flug der Biene vom Stocke zur Pflanze als „Fernflug", den Flug von einer Blüte einer Pflanzenart zur andern als „Blütennahflug" bezeichnen.

Wie v. Buttel-Reepen eingehend darlegte, findet der Fernflug auf bestimmte Wege eingeflogener (und auch erstmalig ausfliegender) Bienen ausschliefslich durch optische Orientierung statt und, wie wir oben sahen, haben die Farben der Blüten solcher Pflanzenstöcke, auf deren Ort die Bienen einmal eingeflogen sind, keine entscheidende Bedeutung mehr für das Wiederfinden dieser Pflanzen, weil die optische Orientierung durch die Umgebung und das Gesamtaussehen der Pflanze mitbestimmt ist, so dafs die Farbe der Blüten nur ein Merkmal unter mehreren anderen ist. Denn vermutlich würden die Bienen auch dann an die Sammelstelle zurückkehren, wenn während ihrer Abwesenheit, etwa über Nacht, die ganze Pflanze entfernt worden wäre, wofür sich Analogien anführen liefsen.[1]) Ich will aber noch einmal hervorheben, dafs alle Neulinge, alle erstmalig eine bestimmte Farbenblume aufsuchenden Bienen durch die Farbe angelockt werden; erst bei Wiederholung des Fluges vom Bienenstande zur Pflanze tritt die Bedeutung der Farbe sehr zurück, weil die Tiere schon nach kurzer Zeit, vielleicht schon nach dem ersten Besuche, mit allen Gegenständen ihrer Flugbahn vermöge ihres „guten Gedächtnisses" völlig vertraut sind.

Meine Versuche mit Ophrys machten mir besonders die Frage nach den Bedingungen des Blütennahfluges wichtig; denn betreffs der zu untersuchenden „Ophrys-Mimicry" war es notwendig zu wissen, ob auch beim Nahfluge die optische Orientierung das wesentliche Hilfsmittel beim Auffinden der Blüten sei.

Jedem Beobachter des Bienentreibens an den Blüten ist bekannt, mit welcher Sicherheit diese Tierchen von Blüte zu Blüte fliegen, mögen sie von vorn, von der Seite oder von hinten her an sie heranfliegen; jedermann kann leicht bemerken, wie sicher und genau sie

1) So entfernte z. B. Giltay an einem gut besuchten Beete von Papaver rhoeas sämtliche Blüten: „So wie ich es erwartete, schreibt er, kommen die Habitués zu dem Feldchen, wovon die Blüten fortgenommen worden waren, wieder zurück, sofern sie nicht dort blieben, und suchen einige Zeit überall herum, ohne natürlich zu finden, was sie suchen" (l. c. pag. 399).



im allgemeinen nicht zu der besuchten Pflanze gehörige Blüten vermeiden, selbst wenn die verschiedensten und ähnlichsten Blumen durcheinander wachsen.[1]) Aber andererseits sahen wir, dafs verschiedenfarbig blühende Varietäten derselben Art durcheinander besucht werden, was den Anschein einer Orientierung durch den übereinstimmenden Geruch der Blüten erweckt.

Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen sollen einen vorläufigen Beitrag liefern zur Feststellung der Orientierung der Bienen beim Blütennahfluge, beim Fluge der Biene von einer Blüte zur anderen auf derselben Pflanzenart. Ich möchte das vorliegende Problem mit folgenden Worten kurz ausdrücken: An welchen Merkmalen erkennen die Bienen die Blüten der gerade beflogenen Pflanze und wie unterscheiden sie dieselben von anderen Blüten?

Ich hoffe die zu diesem Zwecke angestellten, noch wenig ausgedehnten Versuche in den nächsten Sommern vervollständigen und verbessern zu können.

Schliefslich ist über die Blütenstetigkeit der Honigbiene noch einiges vorauszuschicken. Man bezeichnet damit einerseits den Umstand, dafs die Biene, wenn sie sich auf einer bestimmten Pflanze aufhält (in der Regel[2])) nur die Blüten dieser Art ausbeutet; andererseits die Erscheinung, dafs sie auf einer Pflanzenart gewöhnlich so lange sammelt, bis sie dort nichts mehr findet.[3]) Erst dann geht sie auf eine andere Art über.[4]) Doch scheint bezüglich dieser letzteren Verhältnisse noch nicht alles geklärt zu sein, z. B. was den Wechsel zwischen Nektar- und Pollenblüten betrifft. Es ist auch zu beachten, dafs die einzelnen Individuen in manchen Fällen (bei sehr grofsen oder sehr blütenreichen Pflanzen) nur bestimmte Bezirke an einer Pflanze auszubeuten scheinen und wenn sie in ihrem Bezirke nichts mehr finden, nicht in einen anderen derselben Pflanze, sondern auf eine neue Art übergehen.[5]) Auch darüber scheint nichts bekannt zu

---

1) Vgl. die Angaben über Blütenstetigkeit im Aufsatze über Ophrys (Abschnitt 6).

2) Ausnahmen vgl. im ersten Teil dieser Untersuchungen (Abschnitt 6).

3) Übrigens scheint die Blütenstetigkeit der Honigbiene nicht nur von den Witterungsverhältnissen und dem Zustande der Blüten abzuhängen, sondern auch von dem des Volkes, ob es stark oder schwach, viel oder wenig Vorrat hat (?).

4) Die Blütenstetigkeit der Honigbiene ist also gegenüber gewissen anderen Apiden (z. B. Andrena florea) als temporär zu bezeichnen.

5) Vgl. unten über Bienen auf Rudbeckia.

sein, ob eine Biene während der Gesamtzeit ihrer Sammeltätigkeit die Blüten mit ähnlichen Farben bevorzugt, nämlich die Farbennuance der Pflanze, auf welcher sie zuerst begonnen hatte zu sammeln.

Jene Blütenstetigkeit, welche die Biene bei einem bestimmten Besuche einer Pflanzenart zeigt und die darin zum Ausdrucke kommt, dafs sie während der Zeit dieses Besuches nur Blüten einer Art befliegt, könnte man für blütenbiologische Zwecke vielleicht als „monodrome Blütenstetigkeit" bezeichnen. Dagegen könnte man von einer „polydromen Blütenstetigkeit" dann sprechen, wenn die aufeinanderfolgenden Ausflüge derselben Individuen (was sich durch Zeichnung der Tiere feststellen läfst) stets auf die gleiche Pflanzenart gerichtet sind, so lange diese genügende Mengen von Nektar oder Pollen liefert. Ein Insekt, welches nach Erschöpfung einer Pflanzenart zu einer anderen übergeht, ist „temporär blütenstet" gegenüber solchen, die überhaupt nur auf einer Art sammeln (wie z. B. Andrena florea).

Mir scheint nun aus meinen Versuchen hervorzugehen, dafs es in jedem Falle ganz bestimmte Merkmale sind, an denen die Biene die Zugehörigkeit einer Blüte zu der von ihr besuchten Pflanze erkennt, wenn man so sagen darf, und ich will deshalb diese Abhängigkeit von bestimmten Merkmalen die Einstellung der Biene im Blütennahfluge nennen. Im Zusammenhange mit dieser Einstellung steht die monodrome Blütenstetigkeit, indem die Biene nur Blüten mit bestimmten, nämlich mit solchen Merkmalen besucht, auf welche sie sich von Anfang an eingeflogen hatte. Aus der Umschaltbarkeit der Einstellung aber erklären sich, zum Teile wenigstens, wie ich glaube zeigen zu können, die obengenannten Widersprüche. Diese Umschaltbarkeit aber beruht auf einem sehr ausgeprägten Lernvermögen der Honigbiene, welches sie instand setzt, sich an neue Merkmale schon vorher besuchter Blüten zu akkomodieren. Dagegen ist das Verharren in der einmal angenommenen Einstellung ein Ausdruck derjenigen Fähigkeit der Biene, die wir der Kürze wegen als Gedächtnis bezeichnen können und welche ebenfalls in starkem Mafse entwickelt ist. Einige prägnante Beispiele für die Einstellung der Honigbiene seien erwähnt. Hermann Müller (1873, pag. 172) beobachtete an Malva silvestris folgendes: „Nachmittags, wann die Blüten sich zu schliefsen begannen, sah ich sehr oft Honigbienen an noch frischen, aber schon zugedrehten Blumen[1]) aufsen am Kelche herumklettern, den Rüssel der Reihe nach hinter die fünf Kelchblätter stecken und

1) Die Blüten öffnen sich morgens wieder.

so von aufsen die Honigbehälter entleeren. Einige Male sah ich sogar Bienen, welche mehrere zugedrehte Blüten nach einander von aufsen her angesaugt hatten, dieses Verfahren auch an den nächsten noch offenen Blüten, an die sie gelangten, fortsetzen." Die Bienen behielten also selbst bei dieser anormalen Besuchsweise die einmal eingeschlagene Sammelweise bei. Einen ganz ähnlichen Fall sah ich bei Lamium galeobdolon, wo eine Anzahl von Bienen nur die Nektarreste der jungen Fruchtkelche ausbeuteten, während sie den Blüten aus dem Wege gingen. Symphytum officinale vermag die Honigbiene wegen ihres zu kurzen Rüssels nur durch die von Hummeln in den unteren Teil der Kronröhre gebissenen Löcher auszusaugen; beobachtet man sie längere Zeit an dieser Pflanze, so wird man sie stets direkt zur unteren Partie der Blüte eilen sehen, sehr selten nur bemerkt man, dafs eine flüchtig versucht, von vornher in die Krone hineinzukommen. In allen diesen Fällen liegt Einstellung auf ganz bestimmte Merkmale oder Gruppen von Merkmalen vor. Es wird sich ergeben, dafs nicht die Bevorzugung der Farbe, sondern die zwar normale, aber, in einem anderen Sinne, zufällige Einstellung auf die Unterlippe der Lobelia erinus bei der Darwin'schen Beobachtung als der Grund für das Übersehen der entkronten Blüten angesehen werden mufs. Individuen, welche sich auf die letzteren eingestellt hätten, würden umgekehrt die intakten Blüten übersehen resp. vermieden haben. Auch aus dem Benehmen eingeflogener Bienen beim Blütennahfluge lassen sich keine gültigen Beweise für die Farbentheorie ableiten, weil hier noch andere Bedingungen in Betracht zu ziehen sind; die Farbe hat auch hier nur relative Bedeutung.

2. Über die Orientierungsmittel der Honigbiene beim Auffinden von Blüten derselben Pflanzenart.

In diesem Abschnitte möchte ich an einigen Versuchen zeigen, welche Rolle beim Blütennahfluge verschiedene Merkmale farbiger Blüten für das Eintreten des Bienenbesuches spielen und wie sich diese Merkmale zu einander verhalten.

Versuche an Anoda triloba Cav. (Juli 1904).

Die Pflanzen bildeten einen grofsen, etwa 70 cm hohen blütenreichen Busch im Malvaceenbeete des botanischen Gartens. Die Blüte ist etwa 5 cm breit, trichterförmig und der von Malva alcea ähnlich, aber mehr ins Violette gehend. Sie wurde von Bienen (Apis) gut besucht. Die Zeit der Beobachtungen betrug 30—45 Minuten.

I. Zwei Blüten werden des weifsen Antherenbüschels, den die Tiere vielfach als Stützpunkt beim Saugen benutzen, beraubt; der Blumentrichter einer Blüte wird durch tiefe Keilausschnitte dreizipfelig gemacht; von einer anderen Blüte werden die Blütenblätter im halben Umfange völlig entfernt. Sämtliche so veränderte Blüten werden wie normale weiter besucht.

Es geht daraus hervor, dafs diese Gestaltveränderungen einflufslos auf den Besuch sind. In allen Fällen blieb die Farbe der Krone bestehen, konnte also als Signal wirksam sein.

II. a) Eine Blüte wird sämtlicher Blütenblätter vollständig beraubt: Der Besuch hört sofort auf. Nachdem ein Blütenblatt wieder angesteckt worden ist, beginnt der Besuch von neuem.

b) Von einer Blüte werden die Kronblätter entfernt und durch eine aus gelbem Seidenpapier hergestellte künstliche Krone ersetzt: der Besuch hört sogleich auf. Er beginnt wieder, als natürliche Kronblätter in normaler Lage hineingesteckt worden sind.

c) Die Krone einer Blüte wird auf ein Drittel gekürzt, so dafs ein kleiner weifslicher Blütentrichter mit schwach rötlichem Rande übrig bleibt: der Besuch geht weiter.

d) Nach einigen Stunden werden auch völlig kronenlose Blüten besucht, doch seltener als die anderen.

Diese Versuche bestätigen, dafs die Farbenkrone ein wichtiges Merkmal ist für den Nahflug der auf die normalen Blüten eingeflogenen Bienen. Es ist aber auch der weifsliche Blütengrund dabei beteiligt, wie aus IIc hervorgeht (vgl. unten über Althaea), oder es genügte der schmale, noch schwach rötliche Rand des Rudimentes als Signal.

Die Besucher der Pflanze sind also, nachdem sie als Neulinge durch die Gesamtwirkung der Blüten herbeigelockt worden sind, beim Nahfluge von Blüte zu Blüte hauptsächlich auf die Farbe der Krone eingestellt. Mögen sie die Krone von hinten her, von der Seite oder von vorne sehen, die Farbe genügt, sie zum Anfluge zu veranlassen. Ja, diese Assoziation zwischen Farbe und Anflug ist so fest, dafs selbst künstliche Hemmnisse im Inneren der Blüte überwunden werden (vgl. Vers. III). Hängt man ein dünnwandiges Becherglas auf einem Stabe über eine Blüte, so fliegen gelegentlich Tiere auf diese Blüte zu und stofsen dabei an das Glas. Doch läfst sich (IId) die natürliche Einstellung der Tiere auf die Farbe verändern, weil die Bienen, welche zufällig auf eine kronenlose Blüte anfliegen,

in den längere Zeit nicht beflogenen Rudimenten reichlich Nektar finden, was genügt, eine neue Assoziation in ihrem Centralorgane zu erzeugen. Aus der Möglichkeit und verhältnismäfsigen Leichtigkeit dieser Umschaltung, resp. der Neugewinnung von Merkmalen für die Nektarquelle, folgt aber nicht ein Mangel des Farbensinnes, sondern vielmehr das Vorhandensein eines entwickelten Vermögens zu schneller Neueinstellung und des Gedächtnisses, worauf Forel ausdrücklich hinwies (l. c. pag. 32).

Andreae (l. c. pag. 28 f.) zitiert einen Versuch Plateaus, wonach entkronte Blüten der Pollenblume Papaver orientale wie die normalen Exemplare sehr stark besucht wurden, und fügt erklärend hinzu: den Tieren fiel die Farbe „schon von weitem in die Augen, in der Nähe wurden sie dann durch die Gestalt des Androeceums und des Gynoeceums angelockt und besuchten diese dann eben darum so zahlreich, weil sie ihnen zugänglicher waren als die mit der Korolle bekleideten Staubblatt- und Fruchtblattwirtel". Ich glaube man wird hinzufügen können: den Bienen war das Bild der auffallenden Fruchtknoten und schwarzen Staubgefäfse ebenso stark eingeprägt wie die Farbe der Kronen, es bestanden für sie an diesen Blüten zwei Merkmale (resp. Merkmalsgruppen), was eben durch das Experiment erst zutage tritt. Die Bienen kannten, wenn man so sagen darf, Fruchtknoten und Staubbeutel schon aus der normalen Blüte, auf die sie sich eingeflogen hatten, und erkannten sie infolgedessen auch ohne Farbenhintergrund wieder. Bienen, welche sich von vornherein auf kronenlose Blüten eingeflogen hätten, würden sich vermutlich auch bald an kronentragende gewöhnen.[1])

III. a) In zwei antherenlose Blüten der Anoda wurden gelbe, in zwei andere karminrote, in der Mitte mit einem 2 mm weiten Loche versehene Papierscheibchen eingesetzt, welche etwa das untere Drittel der Blüte abschlossen: ein Teil der Bienen vermeidet diese Blüten, andere setzen sich kurze Zeit auf das Papier und fliegen dann wieder ab; viele dagegen suchen, oft sekundenlang, lebhaft auf dem Papier umher. Eine Anzahl von letzteren gelangt vom Rande oder von der Centralöffnung des Papierscheibchens her zum Nektar, der rings um die Säule am Grunde der Blüten in fünf Nektarien gebildet wird.

b) Aus drei Blüten werden die Antherensäulen entfernt und in jede eine männliche Bryoniablüte gesteckt (Bryonia wurde zu

1) Man vgl. hierzu die schönen Versuche Giltays an Papaver rhoeas, besonders Versuch 6, l. c. pag. 396 f.

dieser Zeit stark von Bienen besucht): die Bienen verhalten sich wie bei IIIa, einige vermeiden, andere gelangen, oft unter anhaltenden Bemühungen, vom Rande des Fremdkörpers her zum Blütengrunde.

Diese Versuche (IIIa und b) beweisen die aufserordentlich feste Assoziation zwischen dem Merkmal der Kronenfarbe und der Anflugsreaktion. Wenn die Tiere bereits in der Blüte sitzen, könnte das Merkmal des Duftes und vielleicht auch Nektarwitterung hinzukommen und die besonderen Bemühungen, zum Blütengrunde zu kommen, veranlassen. Ein entsprechender Versuch Forels (l. c. pag. 27) mag hier Erwähnung finden. Auf einem gut besuchten Dahlia-Beete wurden an vier Köpfen die gelben Centren, welche die Nektar produzierenden Blüten enthalten, mit Rebblättern verdeckt: „die Bienen flogen oft zu den Dahlias, verliefsen sie aber gleich wieder; einigen jedoch gelang es unter dem Blatt zum Herz zu kommen.“ An einem Köpfchen wurden die Randblüten verdeckt: „sie wurde, wie die ganz offenen, weiter besucht“. Auch dieser Versuch zeigt einerseits die feste Assoziation zwischen Anflugsreaktion und bestimmten Merkmalen, andererseits, dafs in der normalen Einstellung (auf die intakten Köpfe) zwei wirksame Merkmale vorhanden sind, von denen jedes so fest mit Anflug verknüpft ist, dafs es allein genügt, ihn zu veranlassen. Wäre nur das zweite Experiment, Verdeckung der Randblüten, vorgenommen worden, so hätte man den falschen Schlufs ziehen können, dafs sie bedeutungslos seien; die Umkehrung zeigt das Gegenteil und dafs das Sehen des Blütenrandes (falls die Blüte vom Laube der einzelnen Pflanze verdeckt sein sollte), genügt, einen Besuch zu vermitteln. Für die Fernanlockung von Neulingen aber kommt die Bedeutung des Farbenkontrastes zwischen Rand und Centrum noch hinzu. Übrigens ist es nicht ausgeschlossen, dafs in solchen Fällen einige Individuen mehr auf den Rand, andere mehr auf das Centrum eingestellt sind. Bei Anoda triloba ist, wie aus unseren Versuchen hervorgeht, das natürliche Bestimmungsmittel oder Merkmal für den Flug von Blüte zu Blüte die farbige Krone; der Nahflug erfolgt normalerweise vermittelst optischer Orientierung an der Farbe. Aus der Tatsache, dafs auch entkronte Blüten nach einiger Zeit wieder beflogen werden, darf auf die Bedeutungslosigkeit des Farbensignales nicht geschlossen werden, weil es sich dabei um eine Neueinstellung handelt; aus dem Weiterbesuche gekürzter Kronen, bei denen die charakteristische Farbe dabei fast völlig fehlt, deshalb nicht, weil die Bienen

auch auf den weifsen Blütengrund von vornherein eingestellt sein können, da beide Merkmale normalerweise stets zusammen einwirken. Normalerweise verknüpfte Merkmale vermögen aber auch isoliert dasselbe zu leisten, wie besonders die erwähnten Versuche von Plateau (Papaver) und Forel (Dahlia) beweisen.

Versuche an Bryonia dioeca (Juli 1904).

Die Blüten haben fünf Kronblätter, welche in der unteren Hälfte verwachsen sind und im Grunde den Nektar absondern. Die männlichen Blüten haben einen Durchmesser von etwa 16 mm, sie sind unscheinbar weifslich, schwach ins Grünliche gehend; das Centrum ist gelb und wird von den dicht aneinander stehenden Antheren gebildet, es hat einen Durchmesser von 4 mm. Die nur 6—7 mm breiten weiblichen Blüten haben dieselbe Farbe und zeichnen sich durch ein 2 mm breites smaragdgrünes Narbenbüschel aus. Beide Blüten werden besucht.

Die Pflanze wuchs an einem ungefähr nach Osten gewandten Gitterwerk und bildete eine mindestens 2 m breite und ebenso hohe, mit unzähligen Blüten besetzte Wand und wurde bis Mittag von Hunderten von Honigbienen und zahlreichen Hummeln (Bombus terrestris und hypnorum) wochenlang besucht. Beobachtungszeit jedesmal 30 Minuten.

I.a) Aus Seidenpapier wurde je ein gelber, roter, blauer und grüner Ring[1]) hergestellt in der Gröfse, dafs beim Aufsetzen auf die männlichen Blüten das gelbe Antherenfeld und die Spitzen der Blütenblätter frei blieben. An vier etwa 20 cm voneinander entfernten Blüten (♂) wurden die Ringe mit Insektennadeln angesteckt. Es kamen nur Bienen zur Zählung, welche von anderen Blüten kommend von vornher auf die Blüten mit den Ringen anflogen und normal sogen, welche also die Farbenringe gesehen haben mufsten.

Während der ersten halben Stunde wurde Gelb 17-, Rot 1-, Blau 8- und Grün 6mal in der angegebenen Weise beflogen.

b) Ebensolche rote Ringe, welche aber so breit waren, dafs sie die Blütenblätter völlig verdeckten, wurden bei schwachem Fluge 8mal direkt von vorn beflogen.

---

1) Die hier und unten verwendeten Farben waren etwa: ein helles Zitronengelb, ein Karminrot von der Blütenfarbe des Dianthus carthusianorum, dunkles Glockenblumenblau und mattes Blattgrün.

II.a) Das Antherenfeld von je zwei Blüten wurde mit 4 mm breiten Papierscheibchen von gelber, roter und blauer Farbe bedeckt. Anflug von vorn und normales Saugen: bei Gelb 6-, Rot 4-, Blau 4mal in 30 Minuten. Der Besuch ist schwächer als bei freien Blüten.

b) Vier Blüten wurden der Antheren beraubt, so dafs das gelbe Mittelfeld fehlte: in derselben Zeit 11mal besucht.

c) Von einigen Blüten wurden die Blütenblätter entfernt: der Besuch läfst stark nach.

Man hätte vermuten können, dafs die Verdeckung der weifslichen Krone durch ganz andere Farben den Besuch aufhören lassen würde; aber wenn die Beobachtung das Gegenteil lehrt, so folgt daraus doch nicht die Bedeutungslosigkeit der Krone für den Besuch der Blüte im Nahfluge. Wenn man bei dem Resultate dieser Versuche zunächst an Duftanlockung denken wollte, so spräche doch, abgesehen von anderen Gründen (vgl. z. B. Andreae l. c. pag. 29), das sofortige Nachlassen des Besuches bei kronenlosen (II c) und die kaum geschwächte Fortdauer desselben bei antherenlosen Blüten (II b) entschieden dagegen. Diese Versuche zeigen vielmehr deutlich, erstens dafs verschiedene Merkmale (Krone, Antherenfeld) zusammen beim Anfluge auf die normale Blüte wirksam sind, weil sie von Anfang an gemeinsam wahrgenommen werden, zweitens dafs solche im „Gedächtnis" der Biene fest verkoppelten Signale auch isoliert die Anflugsreaktion auszulösen vermögen, weil jedes für sich mit dieser Reaktion assoziiert ist, drittens dafs diese Verknüpfung zwischen jedem der beiden Merkmale (Krone, Antherenfeld) so fest ist, dafs die Verdeckung eines derselben selbst durch völlig heterogene Farben keinen grofsen Einflufs auf die Frequenz der Besuche gewinnen kann.

Es ist übrigens bemerkenswert, dafs das grüne Papier nicht viel anders wirkte als das sehr auffällige Blau (I a) oder Rot (I b). Der starke Besuch von Gelb (I a) scheint mir für die Beteiligung des gelben Antherenfeldes beim Besuche zu sprechen; bei Rot und Blau mufste die Farbe des letzteren durch Kontrast gehoben sein, so dafs es seine Wirkung auf die Tiere trotz der fremden Farben nicht verlor.

Versuche an Rudbeckia laciniata (Juli 1904).

Die Pflanzen standen im Kompositenbeete und bildeten einen blütenreichen Busch von etwa 150 cm Höhe. Die Blütenköpfe haben einen Gesamtdurchmesser von 7—10 cm, wovon etwa 2 cm auf den walzlich-kegelförmigen Scheibenblütenteil kommen, der etwa 2 cm

hoch ist; die Strahlblüten sind gesättigt gelb, der Kegel, welcher die nektarführenden Scheibenblütchen trägt, grünlich.

Die Pflanzen waren etwa von halber Höhe an mit Blüten versehen, welche beim Beginne der Versuche bereits von zahlreichen Bienen beflogen wurden. Die Versuchszeit betrug gewöhnlich mindestens 30 Minuten.

Zunächst will ich das Benehmen der Rudbeckia-Bienen kurz beschreiben. Hatte sich eines der Tiere von einer Blüte erhoben und flog zu einer etwa gleich hoch stehenden Blüte, so flog es auf die Strahlblüten nahe dem Kegel oder aber direkt an den letzteren, was gewöhnlich der Fall war, und zwar an den oberen Teil desselben; fast stets geschah das beim Fluge auf eine etwas tiefer liegende Blüte. Bienen, welche von den unteren Blüten aufstiegen, machten entweder einen grofsen Bogen und setzten sich dann wie vorher auf den Strahl (in der Regel) oder direkt auf den Kegel, und zwar mehr unten, oder sie flogen nahe an dem langen Blütenstiele senkrecht nach oben auf die Blüte zu, schlugen einen kurzen Bogen um den Strahl und setzten sich an den unteren Teil des Kegels oder nahe an seiner Basis auf den Strahl.

Die Stelle des Anfluges an eine Blüte hängt also in gewissem Mafse ab von der Lage des Abflugsortes, der Lage der vorher besuchten Blüte.

Dieses Benehmen deutet, nebenbei bemerkt, entschieden auf optische Orientierung beim Anfluge.

Es wurden folgende Versuche an Rudbeckia ausgeführt:

I. Die optische Orientierung betreffend.

a) An drei Köpfen werden über die Kegel dünnwandige Glasröhren gesteckt: zahlreiche Bienen fliegen gegen das Glas, manche setzen sich darauf und kriechen suchend umher, andere umfliegen es mehrmals, eine Anzahl anfliegender schwenkt nahe vor der Berührung zu einem anderen Köpfchen ab[1]) (vgl. über lernende Bienen unten).

b) An zwei Rudbeckiaköpfen werden die Kegel durch die ganz ähnlich gestalteten, etwas mehr ins Gelbliche gehenden der gleichzeitig ebenfalls von Bienen besuchten Komposite Heliopsis laevis Pers. ersetzt: diese Kegel werden von einer ganzen Anzahl von Rudbeckia-Bienen beflogen, die einen kriechen suchend auf ihnen umher, die anderen schwenken in nächster Nähe, kurz

1) Gelegentlich herbeifliegende Hummeln verhielten sich entsprechend.

vor dem Niedersetzen, zu einer anderen Blüte ab. Keine einzige aber saugt an diesen fremden Kegeln.

c) Zwischen die Rudbeckiaköpfe wird einer der in Gröfse und Form ähnlichen Komposite Echinacea purpurea mit braunrotem Kegel und rosafarbenen Strahlen gesteckt: Echinacea wird nicht besucht.

d) An einem ebenso aufgestellten Echinaceakopfe wird der Kegel durch einen von Rudbeckia ersetzt: er wird besucht. Es fand freilich nur ein Besuch statt, doch längere Beobachtung hätte wahrscheinlich ein besseres Resultat gegeben, wie Versuch III zeigen dürfte.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dafs der Anflug durch optische Signale bestimmt wird.

II. Versuche, die Wirkung des gelben Strahlenkranzes betreffend.

a) An zwei Köpfen der Rudbeckia werden die Kegel vollständig entfernt: die von höher oder gleich hoch stehenden Köpfen abfliegenden Bienen berücksichtigen diese Köpfe weniger, von unten her um den Strahlenkranz fliegende setzen sich entweder auf ihn, um bald wieder abzufliegen, oder sie schiefsen gewissermafsen über die Mitte des kegelfreien Kopfes hinweg, da ihnen der Anflugsort fehlt.

b) Die Kegel zweier Köpfe werden mit blauem, zwei mit gelbem Seidenpapier, zwei mit Stanniol umhüllt: aus gleicher Höhe und von unten herauf anfliegende Bienen stofsen an die Hüllen und schwenken ab.

Der gelbe Strahlenkranz genügt also schon für sich allein, den Anflug der Bienen zu veranlassen; die Reaktionen der anfliegenden Tiere sind verschieden entsprechend der Lage des Abflugsortes zum Orte der beobachteten Köpfe.

III. Versuche, die Wirkung des grünen Kegels betreffend.

a) Auf je zwei Köpfe werden blaue, grüne und rote Seidenpapierringe gesteckt, so dafs die Strahlblüten von oben her völlig verdeckt sind: auch von oben anfliegende Bienen besuchen die Kegel weiter. Keine setzt sich auf das Papier.

b) An zwei frischen Köpfen werden die Strahlblüten vollständig entfernt: der Besuch läfst nach, hört aber nicht auf.

Diese Beobachtungen zeigen, dafs auch der Kegel für sich allein den Anflug zu vermitteln vermag, wenn auch in geringerem Grade als der Strahl, was wegen der grünen Farbe der Kegel nicht Wunder nehmen kann.

IV. Versuche, die Bedeutung der Lage des Abflugsortes betreffend.

a) An drei intakten Köpfen wird die untere Hälfte der Kegel mit einem Gürtel von blauem Papier umgeben: die Besucher sind hauptsächlich die von höher stehenden Köpfen kommenden Tiere.

b) Zwei Kegel intakter Köpfe werden mit einem Käppchen von blauem Papier versehen: es sind vorwiegend die aus gleicher oder geringerer Höhe heranfliegenden Bienen, welche die Kegelbasis besuchen.

Auch diese Beobachtungen beweisen nichts gegen den Farbensinn der Honigbiene; sie zeigen vielmehr, daſs man aus dem Benehmen sammelnder Bienen weder einen direkten Schluſs auf den Farbensinn dieser Tiere, noch auf die Bedeutung der Blütenfarben im allgemeinen ziehen darf, weil in jedem Falle, wo eine Blüte mehrere charakteristische Merkmale hat, unter Umständen auch jedes einzelne dieser Merkmale, selbst wenn es kein Farbensignal ist, den Anflug veranlassen kann. Selbst der grüne, also im Sinne der Blütenbiologie farblose Kegel der Rudbeckiaköpfe ist ein im Centralorgan der Biene immerhin so fest assoziiertes Merkmal, daſs die Verdeckung der intensiv gelben Strahlen durch andere Farben (z. B. blau) nicht genügt, den Besuch der Köpfe zu unterdrücken.

Allgemeines Ergebnis. Das Resultat der mitgeteilten Beobachtungen dürfen wir in die folgenden Sätze zusammenfassen:

1. Wenn sich eine Pflanze mit farbiger Krone den Bienenbesuch auch unzweifelhaft mit Hilfe der Farbenanlockung verschafft und wenn auch infolge des ausgeprägten Farbensinnes und -Gedächtnisses der Honigbiene die bunte Krone bei solchen Blüten normalerweise das Hauptsignal für das Auffinden der einzelnen Blüten des Pflanzenstockes sein wird, so prägen sich doch der Biene gleichzeitig andere Merkmale der Blüte in dem Maſse ein, daſs unter Umständen die Entfernung der farbigen Krone kein besonders auffallendes Nachlassen des Besuches solcher Blüten zu bewirken vermag.
2. Aus dem Verhalten sammelnder (eingeflogener) Bienen dürfen deshalb keine Schlüsse auf das Fehlen des Farbensinnes bei diesen Tieren gezogen werden.
3. Die Orientierungsmittel beim Fluge von Blüte zu Blüte sind optischer Natur.
4. Die verschiedenen, den Anflug herbeiführenden Merkmale einer Blüte lassen sich isolieren, da jedes Merkmal für sich die Anflugsreaktion des Tieres auslösen kann. Das dürfte für alle solche

Blütenmerkmale möglich sein, mit welchen die Bienen bei der Sammeltätigkeit fortwährend in Berührung kommen.

5. Aus der Vertretbarkeit von Merkmalen einer Blüte, d. h. daraus, dafs von gewissen Merkmalen jedes für sich allein imstande ist, eine Biene zum Anfluge zu veranlassen, erwächst für die Pflanze der Vorteil, dafs auch teilweise verdeckte Blüten Besuch erhalten und bestäubt werden.
6. Unter Berücksichtigung der vorstehenden Sätze wird es, ohne Widerspruch mit der Lehre vom Farbensinne der Honigbiene, verständlich, warum die Blüten verschiedenfarbiger Varietäten derselben Pflanzenspezies von den Bienen durcheinander besucht werden: es ist dann möglich, wenn die Blüten in einem für die Tiere wichtigen Merkmale übereinstimmen. Ein solcher wechselseitiger Besuch findet z. B. statt bei der schwarzpurpurnen und hellroten Form der Stockrose (Althaea rosea). Entfernt man bei diesen Blüten die schwarzen oder roten breiten Kronenränder, so werden sie trotzdem weiter besucht; es sind also auch die Rudimente imstande, den Anflug zu vermitteln. Diese Rudimente aber stimmen überein im Besitze eines weifsen Antherenbüschels, im Aussehen der Nektarien und fast in der Farbe (bei der schwarzen Form ist der Blütengrund weifslich, bei der roten schwach zitronengelb). Für die Identifizierung in nächster Nähe kommt vermutlich auch der übereinstimmende Duft der Blüten in Betracht (vgl. den folgenden Abschnitt).

3. Bemerkungen über die Unterscheidung ähnlicher Blüten seitens der Honigbiene.

Aus den Untersuchungen v. Buttel-Reepens geht aufs deutlichste hervor, dafs die Honigbiene sich mit Hilfe des Geruchsvermögens nur in nächster Nähe zu orientieren vermag. Der genannte Forscher (1900 pag. 24) zeigte, dafs selbst ein weiselloses Volk seine in einen Drahtkäfig eingesperrte Königin, die sich in gleicher Höhe mit dem Flugloche des Korbes und nur 35 cm seitlich von der Einflugsstelle befand, nicht zu wittern vermochte, während doch gerade die Perzeption des Geruches der Königin von so grofser Bedeutung für das Leben der Biene im Stocke ist. Dafs dagegen in grofser Nähe scharfe Geruchsperzeption stattfindet, beweist ein anderer Versuch desselben Autors: die Königin eines starken Volkes wurde einige Minuten lang in einen Käfig gesetzt und der leere Käfig nach einer Viertelstunde

auf das Flugbrett desselben Volkes gestellt; „sofort witterten die Bienen den Geruch und setzten sich flügelschlagend auf den Käfig, den sie vorher vollkommen ignoriert hatten“ (1900 pag. 14). Zu ganz demselben Schlusse kommt Forel auf Grund seiner Versuche; er schreibt der Honigbiene „ein schlechtes Geruchsvermögen, das nur in nächster Nähe ein Wittern ermöglicht“, zu (l. c. pag. 32).

Aber ist die Honigbiene nicht fähig, auf weite Strecken Gerüche wahrzunehmen und findet ihre Fernorientierung infolgedessen auch nicht mit Hilfe der Geruchsorgane statt, so vermag sie doch in nächster Nähe sehr scharf mit Hilfe dieser Organe zu unterscheiden, d. h. bestimmten, für ihr Leben bedeutungsvollen Düften gegenüber reagiert sie in verschiedenartiger Weise. Auch diesen Gegenstand hat v. Buttel-Reepen eingehend behandelt und gezeigt, dafs Angehörige eines anderen Volkes und fremde Königinnen aufs genaueste an ihrem Geruche erkannt werden können.

Diese Tatsachen der Bienenbiologie dürfen bei der Beurteilung der Beziehungen zwischen Pflanzen und Bienen nicht aufser acht gelassen werden, und v. Buttel-Reepen, Forel und Andreae haben bezüglich der Blumenfarbentheorie ausdrücklich darauf hingewiesen.

Ist es nun sehr wahrscheinlich, dafs es der Blumen- oder Nektarduft der Pflanzen (auch der mit unscheinbaren Blüten) nicht sein kann, welcher die Bienen zum Besuche der Blüten veranlafst, so darf man andererseits doch unzweifelhaft annehmen, dafs die Feinheit des osmischen Unterscheidungsvermögens der Tiere, welche sich bei ihren häuslichen Verrichtungen kundgibt, auch bei der Unterscheidung ähnlicher Blüten in nächster Nähe zur Geltung kommen wird. Es würde sich bei dieser Auffassung das Benehmen der Bienen auf den Blüten vollkommen verstehen lassen. Bei verschiedenfarbigen Formen derselben Pflanzenart würde aufser einem gemeinsamen optischen Merkmale die Übereinstimmung des Geruches der Blüte oder des Nektars hinzukommen, eine Übereinstimmung, welche unter Umständen auch den wechselweisen Besuch solcher Varietäten erklären könnte, denen optische Ähnlichkeit gänzlich fehlte. Denn falls eine Biene einmal zufällig in eine solche Blüte einer benachbarten, vorher nicht besuchten Varietät geraten sein sollte, so würde ihr ein fremdartiger Geruch jedenfalls nicht begegnen und das könnte sie veranlassen, auch auf diesen Blüten zu sammeln, und so könnte es sich mit vielen Exemplaren verhalten. Man ersieht im übrigen, dafs aus einer solchen Erscheinung nicht hervorgehen würde, dafs den Bienen ein Unterscheidungsvermögen für Farben abginge.

Dafs die Honigbiene ähnliche Blüten am Geruche unterscheidet, d. h. dafs sie Blüten, die sie wegen ihrer chromatischen Ähnlichkeit mit denen der von ihr gerade besuchten Pflanze beflog, infolge des abweichenden Geruches wieder verläfst, das hat bereits Forel ausgesprochen. Er machte an einem gut besuchten Dahlia-Beete folgendes Experiment: „Am 18. September setzte ich aus gelben Hieraciumköpfchen, die ich je in eine Petuniablume steckte, grobe künstliche Nachahmungen von Dahliakronen zusammen und steckte sie unter die Dahlias. Weder Petunia noch Hieracium waren von den Bienen besucht gewesen. Dennoch flogen viele Bienen und Hummeln anfangs zu meinen Artefakten, fast so viel wie zu den Dahlias, verliefsen sie jedoch sofort, als sie, offenbar am Geruch, den Irrtum merkten. Gleich erging es einer Dahlia, deren Herz durch ein Hieraciumherz ersetzt wurde“ (l. c. pag. 28).

Übrigens fallen die Versuche letzterer Art anders aus, wenn man einen Fremdkörper wählt, der aufser dem abweichenden Geruche auch eine andere Farbe hat. Auf den Blüten der Anoda triloba, in welche ich männliche Bryoniablüten gesteckt hatte, flogen durchaus nicht alle Besucher gleich wieder davon, sondern viele bemühten sich auf das Nachdrücklichste und oft nicht ohne Erfolg, den Rand des Fremdkörpers beiseite zu drängen. So verhielten sich auch Bienen auf Dahliablüten, deren gelbes Centrum Forel durch grüne Blattstücke verdeckt hatte. Dasselbe sieht man bei Benutzung indifferenter Substanzen, mag ihre Farbe der des verdeckten Blütenteiles ähnlich sein oder nicht. Wenn man den Blütengrund der Anoda triloba oder von Althaea rosea mit Papierscheibchen verschiedener Farbe verschliefst, so benehmen sich die Tiere genau wie beim Einstecken von Bryoniablüten in die Anodatrichter. Wir verstehen diese Unterschiede, wenn wir eine feste Assoziation zwischen Farbe und Geruch des gefärbten Teiles voraussetzen. Es wird dann erklärlich, warum ein Fremdkörper, der in Geruch und Farbe abweicht, weniger stört als ein anderer, der in der Farbe übereinstimmt, aber einen ausgeprägt anderen Geruch hat als der durch ihn verdeckte oder ersetzte gleichfarbige Teil der Blüte, auf welche die Tiere eingeflogen sind. Denn den Fremdkörper mit anderer Farbe umgehen sie, wenn es ihnen möglich ist, da er eben völlig heterogen ist. Aber den Fremdkörper mit gleicher Farbe können sie nicht umgehen, weil gerade diese Farbe ein Signal für den Anflug ist, so dafs sie an ihm selbst das suchen müssen, worauf ihre Assoziation eingestellt ist; in diesem Falle wird die ganze Blüte zum Fremdkörper, weil ein wesent-

liches Merkmal, der Duft, dem Merkmalskomplexe, auf das die Biene gerade eingestellt ist, widerspricht.

Man wird auf Grund dieser Überlegung begreifen, warum in solchen Fällen, wo verschiedenfarbige Blüten an derselben Inflorescenz auftreten, diese der Farbe nach ganz unähnlichen Blüten dennoch von denselben Bienenindividuen durcheinander beflogen werden. Das trifft z. B. ein bei Pulmonaria officinalis, in deren Blütenständen die jungen Blüten rot, die älteren blau sind. Bei Bryonia dioeca sind die männlichen Blüten recht verschieden von den weiblichen; die letzteren haben kaum den halben Durchmesser der männlichen, ihre Blätter sind klein und schmal, in der Farbe den anderen gleich, statt des gelben Antherenfeldes aber findet sich bei ihnen ein weit hervorragendes, 2 mm breites, dunkelgrünes Narbenbüschel. Beide Blütenarten werden durcheinander beflogen; die anfangs durch die Farbe der Blumenblätter herbeigelockten Individuen bemerken — bildlich gesprochen — nach dem Anfluge den von der männlichen Blüte her bekannten Geruch, so dafs der grüne Narbenpinsel sie ebensowenig abhält zu saugen wie an männlichen Blüten die Bedeckung des Antherenfeldes mit roten oder blauen Papierscheibchen.

Zwei Beobachtungen will ich hier mitteilen, welche zeigen, dafs farbengleiche Blüten verschiedener Abstammung, wenn sie nebeneinander stehen, zwar in gleicher Weise beflogen, aber nicht beide von denselben Individuen ausgebeutet werden.

I. Versuch mit Crataegus und Deutzia.

Ich habe diesen Versuch bereits im ersten Aufsatze (pag. 322) beschrieben, aber dort, um Ausnahmen von der Regel anzuführen; hier handelt es sich um das Benehmen der grofsen Mehrzahl der besuchenden Bienen.

Die Blüten von Crataegus macracantha und Deutzia Lemoini[1]) sind in Gestalt und Gröfse nicht sehr verschieden; sie stimmen in der Farbe vollkommen überein (reines Weifs), verhalten sich aber im Geruche gänzlich abweichend, da Crataegus macracantha den bekannten, sehr unangenehmen Duft der einheimischen C. oxyacantha ausströmt. Crataegus bildete ein in reichster Blüte stehendes Bäumchen, Deutzia einen niedrigen, ebenfalls sehr reich blühenden Strauch; beide Pflanzen standen weit auseinander, durch Gebäude getrennt und wurden von Nektar sammelnden Bienen äufserst stark besucht.

1) Crataegus macracantha (Rosacee) stammt aus Nordamerika, Deutzia Lemoini (Saxifragacee) ist ein Gartenbastard.



a) Einige Deutziarispen werden auf die doldenartigen Blütenstände des Crataegus gesteckt: die Bienen fliegen verschiedentlich darauf, saugen aber nicht, sondern erheben sich wieder oder kriechen zu den angrenzenden Crataegusblüten. Individuen, welche zwischen beiden Blütenarten sitzen, unterscheiden genau zwischen ihnen und saugen nur an denen von Crataegus.

b) Umgekehrt werden Crataegusdolden zwischen die Blütenstände der Deutzia gesteckt: die Bienen verhalten sich entgegengesetzt wie im ersten Falle.[1])

II. Versuch mit Rudbeckia und Heliopsis.

Dieser Versuch wurde ebenfalls schon besprochen (Rudbeckia, Versuch Ib). Es wurden von zwei Rudbeckiaköpfen die grünen Kegel mit den nektarführenden kleinen Scheibenblüten entfernt und durch die in der Form und Farbe (mehr gelblichen) ähnlichen Kegel der Heliopsis laevis ersetzt. Wie gesagt, wurden diese Kegel von den Rudbeckia-Bienen beflogen, sie verliefsen sie aber sehr bald oder krochen suchend auf ihnen herum, sogen aber in keinem Falle. An dem einen Präparat waren einige Scheibenblütchen der Rudbeckia stehen geblieben, sie befanden sich zwischen den gelben Strahlenblüten und den aufgesteckten Heliopsiskegeln. Bienen, welche an die Basis des Strahls anflogen, fanden diese wenigen, nicht mehr als 1 mm breiten Blüten sofort auf und sogen an ihnen, gingen aber nicht mit dem Rüssel in die dicht angrenzenden Heliopsisblüten von derselben Gröfse; auch einige auf den fremden Kegeln umhersuchende Tiere bemerkten gelegentlich die genannten Blüten.

Ebenso deutlich wie die Forel'schen Beobachtungen an Dahliaimitationen dürften die soeben beschriebenen dafür sprechen, dafs die Honigbiene nicht nur die ihr selbst äufserst ähnlichen, aber fremden Völkern angehörigen Artgenossen, sondern auch die von ihr beflogenen Blüten von anderen, der Farbe nach sehr ähnlichen, in unmittelbarer Nähe am Dufte (der Blüte oder des Nektars) unterscheidet.

Es folgt aus solchen Beobachtungen nicht eine Gleichgültigkeit der Biene gegen die Farben, sondern im Gegenteil, sie ergeben, dafs Farben, welche unserem Auge als ähnlich oder gleich erscheinen, auch die Tiere zu gleichartigen

1) Was die früher („Ophrys") erwähnte Biene betrifft, welche bei diesem Versuche zuerst auf Deutzia sog, dann aber nur noch die eingesteckten Crataegusdolden berücksichtigte, so könnte es sich um eine verflogene Crataegus-Biene handeln oder wenigstens um eine, die früher dort gesammelt hatte.

Reaktionen veranlassen. Der Anflug der auf eine bestimmte Blütenart eingeflogenen Bienen auf gleichfarbige, zwischen den ersteren befindliche Blüten beweist direkt den Farbensinn der Tiere, weil sie erst in unmittelbarer Nähe, nach Perzeption des fremdartigen Duftes, auf den Blütenunterschied reagieren. Diese Beobachtungen schliefsen sich denen von Forel und Lubbock an, welche lehrten, dafs Bienen, welche auf buntem Papier einmal Honig gefunden hatten, noch längere Zeit nachher alle gleichgefärbten honiglosen Papierstücke aufsuchten.

Wenn Knuth in seiner Kritik der Plateau'schen Versuche (l. c. Bd. I, pag. 392) annimmt, dafs sich der unterschiedslose Besuch verschiedenfarbiger Varietäten durch den „ausgeprägten Formensinn" der Insekten erkläre, so ist es für die Honigbiene gewifs sehr zweifelhaft, ob sie die Blüten in solchen Fällen an der übereinstimmenden Form erkenne. Forel und v. Buttel-Reepen (l. c. pag. 63) schreiben der Biene zwar auch einen Formensinn zu, aber es scheint mir aus ihren Versuchen nicht hervorzugehen und diese Forscher scheinen auch selbst nicht anzunehmen, dafs er in einem solchen Mafse entwickelt sei, wie es die Annahme von Knuth erfordern würde. Aus meinen Versuchen an Anoda dürfte das ebenfalls hervorgehen, auch zeigt vielleicht ein Versuch von Bethe, dafs bei gleicher Farbe nicht die Form, sondern die Gröfse einer Farbenfläche, an welche Bienen mit Hilfe von Honig gewöhnt werden (l. c. pag. 84 unten) den Anflug bestimmt. Es dürfte wahrscheinlicher sein, dafs Bienenindividuen, welche verschiedenfarbige Blüten derselben Art durcheinander besuchen, durch den übereinstimmenden Geruch, den sie zufällig aus nächster Nähe perzipierten, veranlafst wurden, die Farbenabweichung zu ignorieren, oder dafs ein anderes, optisches Merkmal der Übereinstimmung sie dazu bestimmt, wie etwa bei Althaea rosea, der ähnliche Blütengrund der schwarzen und roten Form. So weit ich es beurteilen kann, sind Farbenkontraste und sich abhebende Flecke von bestimmter Lage wesentlicher für die Orientierung der Honigbiene als der etwas abstrakte Begriff der Form. Ich glaube kaum, dafs eine Biene so wenig von dem Unterschiede von Weifs und Rot affiziert werden sollte, dafs bei Dictamnus fraxinella weifse und rote Blüten nur als „Form" auf sie einwirken könnten. Uns erscheint das sehr einfach, aber wir denken, wenn wir sehen; eine Biene reagiert nicht auf Abstrakta. Es gibt gewifs andere Übereinstimmungen zwischen den beiden Blütenarten der Dictamnusvarietäten,

z. B. den intensiven Geruch oder die Farbe der weit vorgeschobenen Antheren etc.

Am Ende seiner Kritik stellt Knuth über die Anlockung der Insekten folgenden allgemeinen Satz auf: „Die Anlockung aus weiterer Ferne geschieht wohl meist durch den Geruch der Blüten, der ja in unbestimmten Wolken die Luft erfüllt und die Richtung (?) des einzuschlagenden Fluges angibt; beim Näherkommen der Insekten (auf 1—2 m) werden dann die Blütenfarben die weitere Anlockung übernehmen . . .“ (l. c. Bd. I pag. 399). Für eine sehr wichtige Gruppe der Blumenbestäuber, die Hummeln und die Honigbiene, ist dieser Satz sehr wahrscheinlich unzutreffend; wie besonders Andreae zeigte, gilt für diese Insekten gerade das Gegenteil, der Fernanflug der Neulinge wird durch die Farbe bestimmt. Der Satz ist nicht einmal für alle Dipteren richtig (vgl. Forel und Andreae). Es ist überhaupt ganz unmöglich einen derartigen allgemeinen Satz auszusprechen, da jede Insektengruppe, ja man darf sagen jede Art für sich besonders beachtet sein will, wie Andreae bereits hervorgehoben hat.

4. Über die Orientierung der Honigbiene in den Blüten der Althaea rosea.

Einige Versuche wurden in den letzten Tagen des Juli (1904) an den Blüten der schwarzen Althaea rosea ausgeführt, um der Frage näher zu treten, ob sich die Bienen in diesen grofsen Blüten durch Auge oder Geruch orientieren, wozu diese Pflanze ihrer grofsen Blumen wegen als günstig erschien.

In dem weifslichgrünen Grunde dieser Blüten, der etwa eine Fläche von der Gröfse eines Zweipfennigstückes hat und auf dem sich die ca. 2 cm hohe Säule erhebt, befinden sich zwischen je zwei Blütenblattbasen fünf tiefe, von weifsen Haaren verschlossene, etwa 9 mm voneinander entfernte Nektarien, die schon aus einiger Entfernung leicht erkennbar sind.

Bienen und Hummeln, welche diese Blüten besuchen, um Nektar zu sammeln, benehmen sich sehr eigenartig. Wenn sie sich auf den Blüten niedergelassen haben, was zumeist auf der Innenfläche des unteren Teiles der Blüte geschieht, kriechen sie schnell zum Blütengrunde auf ein Nektarium zu. Nachdem sie hier gesogen haben, heben sie den Kopf und bewegen sich sogleich um so viel weiter, dafs sie den Rüssel sofort in das nächste Nektarium senken können, und so von Nektar zu Nektar, manchmal die Staubbeutelsäule zwei- und mehrmals umkreisend.

Was besonders interessiert, ist die genaue Abmessung, in der sich die Tiere von einer Nektaröffnung zur anderen bewegen; sie tasten und probieren weder mit Fühler noch Rüssel, sondern gehen sicher von einer Öffnung zur anderen. Der Rüssel schleift dabei unter dem Kopfe auf dem Blütenboden hin nach, die Fühlergeifseln liegen so, dafs sie in spitzem Winkel nach vorn über dem Rüssel zusammenneigen[1]), werden aber kaum bewegt; die anderen Tastorgane waren nicht zu beobachten.

Es handelte sich in diesem Falle um eingeflogene Tiere, da die Pflanze bereits in voller Blüte stand. Es liefs sich also nur indirekt feststellen, ob der Weg von Nektarium zu Nektarium durch Auge oder Geruchsorgan abgemessen wird. Benutzt wurden zu diesem Zwecke Papierscheiben, deren Durchmesser genügte, um die Nektarien ringsherum zu verdecken, und die drehbar waren um eine Nadel, welche gleichzeitig die vorher zur Einlegung der Scheibe herausgeschnittene Säule wieder in normaler Stellung festhielt. Diese Scheibchen waren in verschiedener Weise durchlöchert und zwar so, dafs durch eine Drehung derselben die Nektarien einer Blüte gleichzeitig alle verschlossen resp. geöffnet werden konnten.

Zunächst wurde eine gelbe Seidenpapierscheibe hergestellt und am Rande mit fünf rhombischen Löchern von 2—3 mm Weite versehen, welche so auf die Nektarien eingestellt wurden, dafs diese von aufsen her leicht erreichbar waren, eine Biene also durch ein Loch hindurch leicht in das Nektarium einzudringen vermochte. Da das Innere der so präparierten Blüte ein anderes Aussehen hatte als die normalen Blüten, so wurde jene von zahlreichen Bienen vermieden, andere jedoch wagten sich hinein und fanden sich sehr schnell zurecht. Diese wurden mit Eosin gezeichnet; es fanden sich bald mehrere Tiere ein, welche das Hindernis nicht scheuten und, von Loch zu Loch schreitend, die Nektarien normal und ruhig besogen.

Nun wurde ein Moment abgepafst, wo eine der Gezeichneten gerade im Begriffe war, von dem zuerst in Angriff genommenen und ausgebeuteten Nektarium zum zweiten vorzuschreiten[2]); in diesem Augenblicke wurde die Scheibe, der Bewegung des Insektes entgegen, so gedreht, dafs die Löcher zwischen den nun verschlossenen Nektarien standen: die Biene ging auf das nächste Loch zu.

1) Im Fluge von Blüte zu Blüte stehen die Fühler bei der Honigbiene etwas nach aufsen gespreizt.

2) Die Richtung, in der die Tiere herumgehen, hängt, so viel ich sehen konnte, ganz von der anfänglichen Stellung des Körpers ab.

Dieser Versuch wurde oft, fast stets mit demselben Erfolge, wiederholt; einige der Tiere flogen ab, nachdem sie das erste Mal nichts gefunden hatten, andere besuchten mehrere der Scheinnektarien, wieder andere gingen sogar ganz herum, von Loch zu Loch vergeblich suchend, wobei es einigen allerdings gelang, unter grofser Anstrengung den Rüssel nach längerem Suchen schräg in ein Nektarium hineinzubringen. Später fanden mehrere auch einen Weg vom Rande her zu den Nektarien, indem sie den Rand des die Nektarien gerade bedeckenden weichen Papieres aufbogen und unter der Scheibe weiter suchten.

Um diesem Übelstande abzuhelfen, wurden aufserdem Scheiben aus weifsem Kartonpapier benutzt. Ob nun die Zugänge hier durch Ausschneiden von Löchern oder durch Einschnitte vom Rande her, durch welche die Nektarien, resp., die Internektarteile, im ganzen Umfange sichtbar waren, hergestellt wurden, das Ergebnis war dasselbe wie im ersten Beispiele.

Wurde eine undurchlöcherte Scheibe eingesetzt, so suchten die Bienen vergeblich vom Rande her ihren Kopf unter die Scheibe zu zwängen und zwar von beliebigen Stellen aus, nicht nur in der Richtung auf die Nektarien. Eines der Tierchen, welches sich mehrfach so bemüht hatte, kroch auf einem seitlichen Blütenblatte hinaus und steckte, als es an ein kleines etwa 3 mm weites Raupenloch kam, den Kopf tief hinein, ging dann weiter und flog ab.

Auf Scheiben mit kleinen, etwa 1 mm weiten, über den Nektarien stehenden Löchern, machten die Bienen keinen Versuch, durch diese hindurch zu den Nektarien zu gelangen.

Diese Beobachtungen geben freilich keine endgültige Entscheidung über die Art der Orientierung in der Althaea-Blüte, aber man wird sich kaum des Eindruckes erwehren können, dafs der optische Reiz der entscheidende, der leitende ist. Die von weifslichen Haaren verdeckten, mit einer kleinen dunklen Öffnung versehenen Nektarien heben sich deutlich ab von dem grünlichen Blütengrunde; es ist deshalb verständlich, wenn die Bienen (und Hummeln)[1]) auf den Scheiben die fünf andersfarbigen Stellen (die Löcher) auch dann als „Nektarien ansehen", wenn die Löcher über den Zwischenräumen stehen. Die Abhebung diskreter Stellen dürfte das Entscheidende sein.

Um den Übelstand eines künstlichen Präparates zu umgehen,

1) Die Pflanze wurde von zahlreichen Bombus terrestris ♂ besucht.

wurde folgender Kontrollversuch angestellt, der für sich freilich ebenfalls kein unbedingt sicheres Resultat liefert.

Die Nektarien der Althaea-Blüte bilden tiefe Höhlungen in dem fleischigen Blütenboden, deren Seitenwandungen von den verdickten Basen der Petala gebildet werden und die von oben durch die bereits genannten Haare verschlossen werden. Der Nektar wird an den Wandungen abgeschieden. Es wurde von einer gut entwickelten, jüngeren Blüte, welche von Bienen bereits besucht wurde (Nektar wird schon in den älteren Knospen kurz vor der Entfaltung ausgeschieden) der Kelch und die Säule entfernt, ferner die Blütenblätter jedes bis auf ein dreieckiges Rudiment. Sodann wurden von der Unterseite des Blütenbodens, nachdem die Nektarien unter der Wasserleitung und mit einem Pinsel tüchtig ausgewaschen worden waren, die ganze Gewebemasse, in welche sich die Nektarien einsenken, fortgeschnitten und zwar so weit, dafs nur eine dünne Platte mit den Nektarienöffnungen und -Haaren übrig blieb. Dieses Scheibchen wurde mehrmals gründlich gewaschen und dann, wie die Papierscheiben, in eine gut besuchte Blüte eingesetzt, indem erst die Säule herausgeschnitten und mit Hilfe einer Nadel, um welche das Präparat sich drehen liefs, über letzterem wiederum festgesteckt wurde.

Dieses so eingefügte Stück liefs sich nun verwenden wie die Papierscheiben; die „Nektarien" des Präparates konnten in beliebige Stellungen zu den intakten Nektargruben der Blüte gebracht werden. Das Ergebnis war dasselbe wie in den ersten Versuchen. Die Bienen senkten ihren Rüssel durch das falsche in das darunter liegende intakte Nektarium und sogen durchaus normal. Blieb das Präparat ungedreht, so gingen sie weiter von einem Nektarium zum andern wie an den übrigen Blüten; bei Drehung wie im obigen Versuche nahmen sie nicht die Abmessung von Nektarium zu Nektarium, sondern senkten den Rüssel zwischen die ihnen auf halbem Wege entgegengedrehte Haardecke des Präparates, natürlich ohne etwas zu finden. Das ganze Verhalten glich durchaus dem in den ersten Fällen.

Völlig überzeugend kann dieser Versuch deshalb nicht genannt werden, weil man keine Kontrolle darüber hat, in welchem Mafse die Tiere kleine Reste von Duftstoffen an den Deckhaaren zu bemerken vermögen. Die Wahrscheinlichkeit für optische Orientierung ist aber unzweifelhaft gröfser. Wenn die Tiere mit Hilfe des Geruches in der geschilderten Weise in scharfer Abmessung von Nektarium zu Nektarium weiterschreiten sollten, so müfsten wir annehmen, dafs

jedes Nektarium von einer mit der Entfernung an Intensität abnehmenden Duftatmosphäre umgeben sei; denn es wäre sonst nicht verständlich, aus welchem Grunde die Tiere sich ganz direkt auf die Nektarienöffnungen hinbewegen. Gegen diese Annahme aber sprechen verschiedene Umstände. Erstens benehmen sich die Tiere in der oben angegebenen Weise auch dann, wenn die Blüten bei kräftigem Winde stark hin- und herschwanken. Zweitens stört die Einspritzung von Menthaöl in die Nektarien die Bewegungsweise der Tiere nicht, wenn sie auch natürlich meistens nach dem Einsenken des Rüssels in das erste mit dem Öle versehene Nektarium abfliegen, resp. schnell zum nächsten weitergehen. Drittens müfste die anzunehmende Schichtung und fünffache Centrierung des Nektarduftes über den Nektarien durch die Untermischung mit dem Blütendufte verwischt werden. Schliefslich wäre es nach dieser Annahme nicht klar, warum die Bienen beim Drehen der Papierscheibchen auf die Löcher derselben, die ihnen so entgegengedreht werden, dafs sie zwischen den Nektarien liegen, zugehen und von diesen Löchern aus unter dem Papier mit dem Rüssel suchen.

Warum die Bienen auch dann auf den Blüten suchen, wenn der Blütengrund durch Papierscheiben ganz verschlossen ist, habe ich oben zu erklären versucht: es spielt dabei die Assoziation zwischen Kronenfarbe und Anflug und zwischen Perzeption des Blütengeruches nach dem Anfluge und dem Suchreflex die entscheidende Rolle. Da in solchen Fällen aber die suchenden Tiere an jedem Punkte des Papierscheibenrandes unter das Hindernis zu gelangen suchen, nicht nur an den Stellen, wo die Nektarien liegen, so ist auch diese Beobachtung gegen die obige Annahme, dafs die Leitung der Biene von einem Nektarium zum andern durch den Nektarduft stattfinde.

Eine andere Deutung, dafs die Bienen so eingeflogen seien, dafs sie, nachdem sie das erste Nektarium berührt haben, gewissermafsen automatisch die zur Erreichung der zweiten, dritten usw. nötigen Bewegungskombinationen ausführen, wird durch das Resultat der Entgegendrehung der Scheibenöffnungen unwahrscheinlich gemacht, weil dabei die Entfernung mindestens auf die Hälfte des normalen Weges verkürzt wird.

5. Versuch über das Lernen der Honigbiene.

Bei dem oben erwähnten Rudbeckia-Versuche (Ia) benutzte ich über die Kegel der Köpfe gesteckte dünne Glasröhren, um zu sehen, wie sich die sammelnden Bienen verhalten würden. Mehr durch Zu-

fall als durch Absicht machte ich dabei eine Beobachtung über das „Lernen" der Biene, welche ich hier mitteile, weil das Experiment sehr einfach ist und deshalb leicht wiederholt werden kann.

Ich hatte zu dem oben erwähnten Versuche kurze Glasröhrchen benutzt, welche aus einem Reagenzrohr von etwa 2 cm Durchmesser geschnitten waren und verschiedene Länge hatte, zwei waren cylindrisch, das dritte, das Bodenstück des Reagenzglases, war das längste und hatte auf der Kuppe eine unregelmäfsige Öffnung von etwa 1,5 $\times$ 1 cm. Die Gläser wurden so auf die Kegel gesteckt, dafs die Blüten derselben nur von oben her zugänglich waren; eine Biene, welche an diesen Blüten saugen wollte, hätte also in die Gläser hineinfliegen oder -kriechen müssen. Das würde am meisten Schwierigkeit gemacht haben bei dem Bodenstück, weil es nur durch ein Loch zugänglich und aufserdem das längste, mehr als doppelt so lang als der Kegel (2 cm) war.

Ich bezeichne die Röhren folgendermafsen: Nr. I: oben offen, cylindrisch, 4 cm hoch, Nr. II: desgleichen, 3 cm hoch, Nr. III: oben geschlossen, aber von einer unregelmäfsigen Öffnung von 1,5 $\times$ 1 cm durchbrochen, cylindrisch, 6 cm hoch.

I. (21. 7. 04, verm. 9^{40}—10^{40}.)

Bei gutem Fluge der Bienen wurden die Röhren auf je einen gut besuchten Kegel gesteckt. Wie im Rudbeckia-Versuche (I a) bereits angegeben, flogen viele Bienen gegen das Glas und suchten daran herum. Lange Zeit findet keine Biene hinein.

Schliefslich kommt eine steil von oben anfliegende Biene auf I zu, fliegt direkt hinein und saugt. Etwas später kommt eine andere; sie fliegt lange um das Glas I herum, mit dem Kopfe dagegen stofsend, einmal dicht über die Öffnung hinstreichend. Endlich kriecht sie am Glase in die Höhe und über den Rand hinein, bleibt mehrere Sekunden saugend darin. Dieses Exemplar wurde gezeichnet; da ich keine Farbe bei der Hand hatte, schnitt ich ihr ein kleines Stückchen von der Spitze des linken Hauptflügels fort, was sie in ihrem Geschäfte nicht störte. Nachher flog sie ab.

Die so gekennzeichnete Biene war die einzige, welche alle drei Gläser auszubeuten lernte und später fast nur noch in ihnen sammelte. Noch am Nachmittage des zweiten Tages, als sie schon zu einer Nachbarpflanze (Actinomeris) übergegangen war, kehrte sie gelegentlich zu den Gläsern auf Rudbeckia zurück. Im folgenden teile ich das Wesentliche aus meinen Notizen mit.

Bald nachdem jene Biene das Glas I verlassen hatte, kehrt sie zu ihm zurück und versucht durch die Glaswand an den Kegel zu kommen; sie kriecht unruhig unten und oben an der Strahlenfläche umher, fliegt ans Glas, findet aber nicht wieder hinein.

II. (21. 7. 04, 11^{50}—12^{35}.)

Eine Stunde später etwa kam ich zu der Pflanze zurück und bemerkte unsere Biene 11^{50} sich wie vorher an I, jetzt an dem Glase III bemühen. Sie suchte von unten her einzudringen (zwischen Strahl und Glas), flog ohne Erfolg ab, kehrte aber gleich wieder zurück und ging dann fort. — Nach einiger Zeit sah ich sie wieder im Glase I, sie sog dort lange und unterdessen bepuderte ich ihren Thorax mit Eosin, um sie aus der Ferne leichter zu erkennen; sie flog nun heraus, kehrte aber gleich zurück und sog wiederum lange. Dann herausfliegend, vermied sie eine normale Blüte, ging auf die verlassene zurück und wieder ins Glas I, wiederum saugend. Darauf besuchte sie andere, normale Blüten.

Nach einigen Minuten sah ich sie plötzlich, wie sie eben in das Bodenloch des hohen Glases III hineinkroch; sie sog dort lange. Nun kam sie heraus, flog sofort wieder ans Glas und kroch wieder hinein. Nachdem sie nachher einige andere Köpfe beflogen hatte, flog sie wieder an Glas I und ging dann sogleich hinein und sog. Sie flog jetzt ab, umschwärmte einige Köpfe und gelangte an das Glas III, wurde dort durch eine andere gestört und ging zurück ins Glas I, flog ab und war nach einigen Sekunden wiederum in I.

Etwas später bemerkte ich sie wieder am Glase III; sie ging jedoch nicht hinein, sondern flog zu anderen Köpfen, wo sie sog. Ein wenig nachher aber kroch sie ins Glas III, flog von da auf ein normales Köpfchen und sodann ins Glas I. Darauf flog sie zweimal vergeblich am Glase III herum, dicht am Eingange vorbei, dann ein drittes, viertes und fünftes Mal vergeblich, dann zu anderen Köpfen. Von da wieder ins Glas I, lange saugend, auf andere Blütenköpfe, vergeblich an III, über andere Köpfe hinweg ins Glas I zurück; dann fort auf andere, dann wieder ans Glas I, stiefs unten etwas an, flog aber sofort hinein, um zu saugen.

Nach einiger Zeit flog sie um III herum, dann auf andere Köpfe und wieder in I hinein, umschwärmte darauf wieder III, gelangte hinein und sog lange. (Ich entfernte mich 5 Minuten.) 12^{20}: Nun sah ich sie zweimal im Glase I und darnach zweimal im Glase III.

Während der ganzen Zeit blieb sie auf der Pflanze. Das Glas II

wurde nicht von ihr beflogen, sie flog nur ein paarmal flüchtig daran herum.

III. (22. 7. 04, verm. 10^{15}—11^{35}.)

Am zweiten Tage begann ich um 10^{15} wieder zu beobachten und sah die gezeichnete Biene wieder. Die Gläser I und III wurden an denselben Köpfen wieder aufgesteckt, Glas II an eine andere Stelle.

Unsere Biene flog gegen III und mehrmals um das Glas herum, dann ab. Einige Minuten später flog sie gegen I und kroch länger darauf herum, ging fort, kehrte zurück und kroch wieder vergeblich am Glase herum, darauf flog sie ab (10^{40}). Zehn Minuten später kam sie wiederum zu Glas I, kroch daran herum, kam an den oberen Rand des Glases und fast hinein, ging aber jetzt davon, um sofort zurückzukehren, hineinzugelangen und sehr lange zu saugen. Als sie herausgeflogen war, ging sie flüchtig auf einige andere Köpfe, dann wieder an I und hinein; nachdem sie kurz gesogen, ging sie ab, um gleich wieder zu kommen und noch einmal, diesmal etwas länger, zu saugen. Nachdem sie herausgeflogen, sog sie kurz auf einem anderen Blütenkopfe und kehrte dann zu I zurück, gelangte aber nicht hinein, obwohl sie auf dem Glase herumkroch. Später, 11^{10}, flog sie an dem Eingange von III herum, ging zögernd hinein, um sehr lange zu saugen. Darauf flog sie an ein anderes Köpfchen, sog und ging dann ins Glas I, wo sie sehr lange saugend verweilte (etwa zwei Minuten). Kurze Zeit nachdem sie herausgekommen, ist sie wieder im Glase III, nach einigen Sekunden in I; nachdem sie herausgekommen, überflog sie suchend einige andere Köpfe und ging dann (zum ersten Male) in das Glas II. In der Zeit von 11^{30}—11^{35} war sie noch mehrmals in den Gläsern I und III.

IV. (22. 7. 04, 12—12^{45}).

Nach Verlauf von 25 Minuten nahm ich die Beobachtung wieder auf, vertauschte aber den Platz der Gläser I und III, um zu ermitteln, ob eine örtliche Einstellung auf ein bestimmtes Objekt (Glas I oder III) vorlag. Da der Stiel des Köpfchens, welches jetzt III zu tragen hatte, etwas schwach war, so legte er sich um, so dafs die Röhre (III) horizontal stand.

Unsere Biene war da und flog ans Glas I und ging schnell hinein und sog lange Zeit. Darauf besuchte sie andere Blütenköpfe und kehrte dann zu I zurück, ging aber schnell wieder heraus und kam ins Glas II (Stellung nicht verändert), in dem sie sog. Bald darauf war sie wiederum in I. Etwas später umschwärmt sie III,

kam auch an den Eingang, flog aber davon und war gleich darauf in II, von da zu I und sog dort. Von hier aus verliefs sie in grofsem Bogen die Pflanze (12^{11}), während ich von 10^{15}—11^{35} ein Verlassen der Pflanze nicht bemerkte.

Nach 12 Minuten (12^{23}) war sie wieder zu sehen, umschwebte I, ging aber auf andere Köpfe. Dagegen war sie 12^{24} bereits wieder in I und sog lange; dann auf andere Köpfe. — Nun umschwärmte sie lange das horizontale Glas III, kroch dann am unteren (basalen) Ende des Glases herum, wurde zweimal vom Winde vertrieben, suchte aber trotzdem hinein zu gelangen, aber vergeblich, und flog davon. Gleich darauf war sie wieder in I, wo sie lange sog. Etwas später wieder in I; nachher noch einmal.

Ich will hier einschieben, dafs diese Biene beim Besuche der Gläser oft erst unten ans Glas anflog, dort hin- und herkroch, wie die anderen, welche zum ersten Male anflogen, und dann erst über den Rand des Glases hineinkroch. Oft aber flog sie fast direkt hinein, auch in das Glas III, indem sie nur an dem Mündungsrande einen Moment schwebte oder sich ansetzte.

Etwas später flog die Biene wieder an das Glas III, ging aber weiter, dann noch einmal, indem sie es vergeblich umschwebte. Darauf in Glas I, etwas später noch einmal.

V. (22. 7. 04, 12^{45}—1^{10}).

Jetzt wurde das Glas III senkrecht gestellt, wobei die Blüte um etwa 15 cm aus ihrem früheren Orte verschoben wurde.

Gleich nach dieser Veränderung ging die Biene in das Glas III hinein.

Indessen wurde das Glas I auf eine 10 cm tiefer stehende, 10—15 cm entfernte Nachbarblüte gesteckt.

Während dieser Zeit war die Biene noch zweimal in III, dann auf dem von I befreiten Kegel, dann wieder in III, hier lange saugend. Nach einiger Zeit umflog sie mehrmals vergeblich Glas III, immer von unten nach oben am Glase emporfliegend; endlich gelang es ihr hineinzukommen. Diesmal dauerte es sehr lange und kostete sie grofse Mühe, ehe sie aus dem steilen, engen Glase wieder herauskam; aber nach einigen Sekunden kroch sie wiederum an diesem Glase empor und über den Rand des Loches hinein. Nicht lange darnach wiederum in III.

Jetzt wurde das Glas I auf einen anderen Kegel, 15 cm von III entfernt, aufgesteckt.

Die Biene flog jetzt vergeblich am Glase III auf und ab, ging ab, kehrte zurück und kam hinein. Darnach flog sie an I, vermied es aber, ging auf eine tiefer stehende Blüte und kam dann von hier wieder an I und ging diesmal schnell hinein und sog. Dann nachher noch einmal hinein; von hier direkt zu III und hinein. Etwas später sog sie in II.

VI. (22. 7. 04, nachm. 4—4[30]).

Am Nachmittage desselben Tages suchte ich unsere Biene vergeblich an Rudbeckia und fand sie schliefslich auf einer etwa 75 cm entfernten Komposite Actinomeris tetraptera DC. mit nur halb so grofsen, hellmattgelben Strahl- und Scheibenblüten und flacher Centralscheibe.

Von Actinomeris aus, wo sie jetzt fast ausschliefslich sammelte, kam sie gelegentlich zu Rudbeckia zurück und besuchte während der halben Stunde der Beobachtung mehrmals jedes der drei Gläser und andere Köpfe der Rudbeckia.[1]) —

Wir werden folgende Schlüsse aus den beschriebenen Beobtungen ziehen dürfen.

Durch die Versuchsanordnung wurden die Blütenköpfe nach drei Richtungen hin verändert: erstens wurde die Zahl der Blütenmerkmale optisch um eins vermehrt (Glas), zweitens war der Nektargehalt der verdeckten Kegelblüten wegen des sehr geringen Besuches gröfser als bei den übrigen Köpfen, infolgedessen könnte drittens der Nektarduft und wegen der Umhüllung auch der Blumenduft der Blüten in den Glascylindern erhöht gewesen sein.

Wie wir sehen, gewöhnte sich unsere Biene nur allmählich an das neue Merkmal der Köpfe, da sie aber später fast ausschliefslich auf diesen sammelte, so mufse sie es bemerkt und die Blüten daran „erkannt“ haben. Die häufige Rückkehr zu den Gläsern und das lange Verweilen in ihnen läfst schliefsen, dafs in dem Reichtum an Nektar der Anknüpfungspunkt für die „Assoziation“ gelegen habe. Andererseits aber läfst sich a priori nicht entscheiden, ob nicht die Konzentration der Duftstoffe den Anlafs für die Überwindung der Hindernisse abgegeben habe, wenn auch das Benehmen des Tieres, sein nicht seltenes Vorbeischweben dicht am Eingange, und der Umstand,

1) Es wurden auch einige andere Exemplare aufser dem beschriebenen je einmal in den Gläsern I und II gesehen und gezeichnet; sie fanden aber nicht wieder hinein.



dafs nur ein Individuum angezogen wurde, obwohl doch sicher mehr an die Gläser herankamen, gegen diese Vermutung sprechen.

Um einem Mifsverständnisse vorzubeugen, möchte ich hervorheben, dafs ich selbstverständlich nicht an psychologische Vorgänge „in" der Biene gedacht habe, wenn ich von einem Lernen, von Gedächtnis und Farbensinn der Tiere sprach. Was wir an den Tieren, ebenso wie am Mitmenschen, naturwissenschaftlich festzustellen vermögen, das sind nur Reaktionen auf Veränderungen der Umgebung und die Bedeutung bestimmter Bedingungen für die Art der Reaktion. Für die Substitution psychischer Elemente in das Tier haben wir weder einen wissenschaftlichen Mafsstab, noch ein kritisch zu begründendes Recht. Zum Verständnis der Tiere würden solche Substitutionen im übrigen nicht das Geringste beitragen.

Wenn man der Biene Gedächtnis zuschreibt, so kann das physiologisch nichts anderes heifsen, als dafs im Laufe des individuellen Lebens für das Individuum charakteristische neue Assoziationen erworben werden können zwischen besonderen Reizen und typischen Reaktionen (Anflug), und dafs in diesen Assoziationen gleichzeitig auftretende Reize (z. B. Honig und Farbe) in dem Sinne vertretbar sind, dafs ein Nebenreiz resp. ein Teilreiz (das farbige Papier, auf dem der Honig dargeboten wurde) die vollständige Reaktion (Anflug) auszulösen vermag. Unter Gedächtnis verstehen wir also eine physiologische Fähigkeit des Nervensystems der Tiere.

Mit dem Lernen ist es nicht anders; es wird damit ebenfalls nur die Fähigkeit des Centralorgans ausgesprochen, bestimmte Neben- oder Teilreize eines Reaktionen auslösenden Reizkomplexes schnell und fest mit der Gesamtreaktion zu verknüpfen. Wenn Bienen an einem Fenster mit Honig gefüttert werden oder Hummeln sämtliche Fenster eines Hauses absuchen, wenn sich an dem einen ihr Nest befindet (vgl. v. Buttel-Reepen, 1900), so tun sie das nicht vermöge eines Analogieschlusses, sondern weil sich bei ihnen ein bestimmter Reiz (Fensterbild) und eine bestimmte Reaktion (Anflug) fest verknüpft haben. Bald würden sie sich auch auf die bestimmte Lage (ein bestimmtes Fenster) einstellen, wenn dauernd nur hier ihre Suchreaktionen Befriedigung fänden, d. h. durch einen bestimmten Reiz oder Reizkomplex (Honig, Nest) sistiert würden.

Lernen bedeutet also bei der Biene die Mitwirkung eines ursprünglich für die erfolgende Reaktion indifferenten (oder sogar abschreckenden) Merkmals bei dem Zustandekommen der für die Art typischen Reaktionen, also die Einschiebung eines neuen auslösenden Merkmals.

Man wird bei rein deskriptiver Betrachtung dieser Dinge eher zu fruchtbaren Schlüssen über den Schaltmechanismus des Centralorganes gelangen als durch psychologische Analogien, für die es weder Mafs noch Grenzen der Deutung gibt. Die Beobachtung der Verknüpfungsweisen zwischen Reiz und Reaktion, Reizvariation und Reaktionsveränderung geben uns unmittelbar einen Hinweis für die Beziehungen und Verknüpfungsmöglichkeiten im Centralorgan und auf die Leistungen desselben.

Wo ich von einem Farbensinn oder einem Farbenunterscheidungsvermögen der Tiere gesprochen habe, wollte ich damit nichts anderes ausdrücken als die Tatsache, dafs Farbenunterschiede Reaktionsunterschiede bedingen können, Farbengleichheit auch Reaktionsgleichheit zu veranlassen vermag. Ebenso beim Duft-„Unterscheidungsvermögen“.

6. Zusammenfassende Sätze über die Bedeutung der Farben für den Bienenbesuch.

In den nachfolgenden Sätzen will ich kurz die Resultate der neueren Untersuchungen über die Biologie der Honigbiene, sofern sie blütenbiologisch wichtig sind, und über das Verhalten der Biene zu den Blüten nach den oben entwickelten Gesichtspunkten zusammenfassen.

1. Die von Sprengel, Darwin, Hermann Müller, v. Buttel-Reepen und anderen vertretene Auffassung, dafs die Farbe der Blütenkronen (resp. der extrafloralen Schauapparate) den Besuch von seiten höherer Bienen (Apis und Bombus) vermittelt, ist durch die Untersuchungen von Forel, Andreae und Giltay sichergestellt worden.
2. Da aber auch Pflanzen mit sehr unscheinbaren Kronen oft stark von Bienen (und Hummeln) besucht werden (Ampelopsis, Vitis, Rhamnus frangula, Cotoneaster acutifolius u. a. mit grünlichen Blüten), so ist die auffällige Farbe der Krone oder der Infloresceenz keine notwendige Bedingung für den Besuch seitens der höheren Apiden.

   Aber die Farbe mufs eine bedeutende Rolle in der Konkurrenz der Pflanzenarten um den Besuch der zuverlässigsten Bestäuber (Biene und Hummel) spielen, weil auffallende Farben leichter gefunden werden als unscheinbare und weil sich die genannten Insekten (unzweifelhaft jedenfalls Apis) im Fluge ausschliefslich optisch orientieren (v. Buttel-Reepen, Forel).

3. Die Wiederkehr eingeflogener Bienen zum Pflanzenstocke ist unabhängig von dem Vorhandensein der Farbensignale (vielleicht bereits nach dem ersten Besuche), weil die Tiere den Ort der besuchten Pflanze allein schon durch optische Orientierung an der Umgebung wiederfinden (Versuche von v. Buttel-Reepen, Giltay u. a.)
4. Das Auffinden der einzelnen Blüten eines Pflanzenstockes findet durch optische Orientierung statt.

   Bei Farbenblumen bewirkt normalerweise hauptsächlich die Farbe der Krone den Anflug auf die Einzelblüte.

   Unter Umständen aber wirken auch andere Merkmale der Blüte mit, so dafs die Entfernung der bunten Kronenteile nicht unbedingt den Besuch aufhören läfst. Darauf dürfte es zum Teil beruhen, dafs verschiedenfarbige Varietäten derselben Pflanzenart oft durcheinander besucht werden. Darauf beruht es auch, dafs partielle Verdeckung der Blüten den Besuch nicht unterbricht.
5. Die Unterscheidung gleichfarbiger Blüten verschiedener Art erfolgt seitens der Honigbiene sehr wahrscheinlich durch Perzeption des Duftes (der Blüte oder des Nektars) in unmittelbarer Nähe.

   Die Identifizierung verschiedenfarbiger Varietäten der gleichen Pflanzenart kann deshalb auch durch den übereinstimmenden Geruch der Blüten stattfinden, wenn die ursprünglich nicht beflogene Form zufällig besucht wurde; dann wird die Farbenverschiedenheit bedeutungslos.

   Aus demselben Grunde werden auch entkronte Blüten nach einiger Zeit wieder beflogen. Die Biene stellt sich auf optische Merkmale des Rudimentes ein, nachdem sie einmal zufällig die osmische Gleichartigkeit der intakten und rudimentären Blüten wahrgenommen hat; sie reagiert jetzt auf zwei ganz verschiedene Merkmalskomplexe in gleicher Weise, mit Anflug und Saugakt (resp. Pollensammeln), weil völlige Übereinstimmung in der Qualität des Nektars besteht.

   Bei Farbenblumen erfolgt eine solche Neueinstellung auf andere Merkmale derselben Blüten allmählich von selbst, wenn an langblütigen Pflanzen die Blütenblätter nach und nach verloren gehen, die Nektarsekretion aber noch fortdauert (vgl. z. B. Darwin, l. c. pag. 404: Hummeln an Geranium phaeum). Das kann so weit gehen, dafs ein Teil der Bienen die Anfangseinstellung verliert und nur noch blütenblattlose Kelche ausbeutet (Lamium galeobdolon; vgl. auch Giltay über Besuch junger Früchte [l. c.] und Herm. Müller über Malva silvestris).

6. Das Auffinden der Nektarien in grofsen Blüten (z. B. Althaea rosea, A. officinalis, Anoda) erfolgt bei der Honigbiene (und den Hummeln) sehr wahrscheinlich auf optischem Wege.

Jena, Botanisches Institut, Februar 1905.

Literatur.

Andreae, E., Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Inaug.-Diss. Jena 1903. (Auch Beih. z. Bot. Centralbl. 15, 1903.)

Bethe, A., Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Sonderabdr. aus Arch. f. d. gesamte Physiologie, Bd. 70. Bonn 1898.

Buttel-Reepen, H. v.[1]) 1900: Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. Leipzig 1900. (Biolog. Centralbl. 20, 1900.)

— 1903: Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates sowie Beiträge zur Lebensweise der solitären und sozialen Bienen. Leipzig.

Darwin, Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich. Übers. von Carus. Stuttgart 1877.

Forel, A., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1901.

Giltay, E., Über die Bedeutung der Krone bei den Blüten und über das Farbenunterscheidungsvermögen der Insekten. I. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, 1904.

[Hansgirg,[2]) 1893, Biologische Fragmente. Bot. Centralbl. 56.

— 1903, Neue Beiträge zur Pflanzenbiologie. Beihefte zum Bot. Centralbl. 12.]

Kienitz-Gerloff, Professor Plateau und die Blumentheorie. I. und II. Biol. Centralbl. 18, 1898, und 23, 1903.

— — Kritische Referate von demselben über Plateaus Versuche: Botan. Zeitg. 54, 1896; 55, 1897; 56, 1898; Biolog. Centralbl. 19, 1899.

Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1888—99.

Lubbock, J., Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Leipzig 1883 (Intern. wiss. Bibl.)

Müller, H., Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.

Nachtrag zum I. Teil.

Etwa gleichzeitig mit der Veröffentlichung des ersten, Ophrys behandelnden Teiles, erschien in der Naturw. Wochenschrift 1905 (N. F. IV, Nr. 9 pag. 139) eine Mitteilung von Wilh. Eckardt: „Über die Befruchtung von Ophrys muscifera und aranifera“.

1) In den citierten Abhandlungen dieses Forschers finden sich ausführliche Literaturangaben über die Biologie der Bienen.

2) Diese zum ersten Teil gehörigen Literaturangaben sind dort versehentlich fortgelassen worden.

Der Verfasser hat die Pflanzen seit Jahren im Werra- und Saaletale beobachtet und für beide die schon von Hermann Müller auf Muscifera gesehene Schmeifsfliege (Sarcophaga), und zwar S. carnaria, als Besucher festgestellt. Herr cand. phil. Eckardt stellte mir seine seit 1898 gemachten Notizen freundlichst zur Verfügung. Ich entnehme daraus das Folgende.

An verschiedenen Standorten (bei Hildburghausen und Jena) ergaben sich für den Fruchtansatz (angeschwollene Fruchtknoten):

Muscifera:

August 1898: 264 Blüten (an 42 Exemplaren) 7,2 %.
Juli 1899: 223 Blüten (an 39 Exemplaren) 14,4 %.
Juni 1900: 218 Blüten (an 67 Exemplaren) 6,6 %.
Juli 1901: 210 Blüten (an 32 Exemplaren) 13,7 %.
Juni 1904: 252 Blüten (an 56 Exemplaren) 11,1 %.

Aranifera:

Juni 1903: 302 Blüten (an 57 Exemplaren) 17,8 %.
Mai 1904: 147 Blüten (an 39 Exemplaren) 6,8 %.

Über den Besuch der Sarcophaga teilt mir Herr Eckardt folgendes mit:

1. Muscifera: „6. Juni 1900, vormittags 10 Uhr 45 Min., am Höhenberg (bei Hildburghausen, S. M.): eine Sarcophaga carnaria ♀ mit zwei Pollinien — einem gerade nach vorn und einem seitwärts ragenden — am Kopfe behaftet, besucht eine eines Polliniums bereits beraubte Blüte der Muscifera".

2. Muscifera: „10. Juni 1900, vormittags zwischen 9 und 11 Uhr: eine mit einem Pollinium behaftete S. carnaria ♂ saugt, schräg auf der Unterlippe sitzend. Ohne indessen die Narbe dieser Blüte mit Pollen belegt zu haben, fliegt das Insekt auf, um sich auf einer Blüte eines 30—40 cm entfernten Exemplars niederzulassen. Durch meine Annäherung wird das Insekt verscheucht."

Ein anderes Mal sah Herr Eckardt eine Sarcophaga sich auf eine Blüte setzen und am Stengel entlang kriechen, ohne dafs Ankittung von Pollinien stattfand. Auf Aranifera sah derselbe Beobachter, nach seiner Angabe am oben genannten Orte (pag. 140), sich zwei Exemplare von Sarcophaga carnaria auf eine Pflanze niedersetzen, ebenfalls ohne dafs Pollinienanheftung eintrat.

Dadurch ist Sarcophaga carnaria wenigstens für Muscifera als Pollinien entnehmender und übertragender Besucher sichergestellt. Ob aber die Narbenbelegung

durch sie stattfindet, ist noch genauer festzustellen, ebenso die Bedeutung der Nektartropfen und der „Scheinnektarien" für den Besuch.

Weiterhin machte mich Herr Eckardt darauf aufmerksam, dafs ich eine wichtige Untersuchung Hermann Müllers, welche dieser Forscher in den „Weiteren Beobachtungen über Befruchtung der Blumen durch Insekten" (Verh. d. nat. Ver. d. preufs. Rheinl. u. Westf. 1878—1882, Jahrg. 39, 4. Folge, 9. Bd.) mitteilt, übersehen habe. Müller untersuchte im Jahre 1878 (l. c. pag. 285 ff.) bei Lippstadt einen begrenzten Standort der Muscifera Exemplar für Exemplar sehr genau. Er entdeckte dabei die Nektarabscheidung des Labellums und bemerkte zum ersten Male eine Sarcophaga auf der Pflanze, welche die Nektartropfen aufsog, eine Beobachtung, welche Eckardt jetzt bestätigt. An dem Standorte, den Müller besuchte, fanden sich 37 Exemplare mit 146 Blüten, von denen „nicht ganz 20 % (29 Blüten) Spuren stattgehabten Insektenbesuches zeigten. — Von den 29 Blüten, welche Wirkungen stattgehabten Insektenbesuches zeigten, hatten (abgesehen von den auf die Narben derselben Blüten geschleiften Pollinien) nur 9 belegte Narben oder angeschwollene Fruchtknoten; es waren also nur 31 % der besuchten (etwas über 6 % sämtlicher) Blüten normal befruchtet worden" (l. c. pag. 289).

Durch eingehende Untersuchung kommt Müller zu dem Schlusse, dafs der Insektenbesuch bei Muscifera sehr spärlich und meistens wirkungslos sei, „was zum gröfsten Teile in der Unstetheit der Besucher, zum geringeren Teile in der Unregelmäfsigkeit ihrer Bewegungen seinen Grund habe", und dafs sich der spärliche Besuch auf einen sehr langen Zeitraum verteile. Diese Sätze gelten auch für die von Eckardt, Gössnitz und mir untersuchten Standorte und finden ihre Erklärung durch die von seiten Eckardts jetzt sehr wahrscheinlich gemachte Annahme, dafs Sarcophaga die zuständige Befruchtungsvermittlerin der Ophrys muscifera sei.

Einführende Versuche zur Cohäsionsmechanik von Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über den Saugmechanismus der wasserabsorbierenden Haare von Bromeliaceen.

Von C. Steinbrinck.

Mit 5 schematischen Figuren.

I.

Im vorigen Jahrgang der Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik findet sich (pag. 157—229) eine ausführliche Studie von Mez über „Die Wasserökonomie der extrem atmosphärischen Tillandsien", die den Mechanismus behandelt, durch den die Schuppenhaare der Tillandsia-Blätter die Wasserzufuhr für die Pflanze an Stelle der Wurzeln vermitteln. Mez glaubt diese Saugwirkung auf die Quellung der verdickten Haarzellmembranen zurückführen zu können. Er kommt allerdings etwas in Verlegenheit in bezug auf die Frage, „in welcher Weise durch Quellung, also durch Vermehrung des Membranvolums, Hohlräume entstehen könnten" (pag. 168), d. h. wie es möglich sei, dafs durch die Quellung von Membranen die von ihnen umschlossenen Zellräume, die vorher beim Wasserverlust unter Einfaltung ihrer Wandungen an Volumen sehr beträchtlich abgenommen haben, ja ev. sozusagen auf Null reduziert waren, wieder in ihrer ursprünglichen Ausdehnung zum Vorschein kommen. Mez findet sich aber mit dieser Schwierigkeit ab, indem er annimmt, „dafs eine festere Umrahmung die quellbare Masse davon zurückhält, die Lumina auszufüllen" (pag. 169). Wie aber beim Wasserverlust diese Volumreduktion der Lumina selbst verursacht wird, ist von Mez kaum erörtert worden. Die Konsequenz seiner ebenerwähnten Auffassung würde wohl die sein, dafs für jene Zerknitterung der Zellen die Austrocknung der Membran verantwortlich gemacht wird. Jedoch gibt Mez selbst zu, dafs die reduzierten Lumina, „wenn sie überhaupt sichtbar sind, stets Flüssigkeit enthalten" (pag. 167). Man kann aber doch schwerlich annehmen, dafs die Membranen der Haarzellen bereits stark geschrumpft sein sollten, während die Lumina derselben Zellen noch ganz von Wasser erfüllt sind![1]) Vielleicht hat Mez indes jene Volumverringerung dem Luftdruck zugeschrieben? Jedenfalls läfst uns seine Abhandlung darüber im Unklaren.

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. 1904 pag. 543.

Auf die richtige Erklärung dieser Verhältnisse glaube ich dagegen bereits im Jahre 1902 in einer Schlufsbemerkung zu meiner Darstellung des Schleudermechanismus der Selaginella-Sporangien (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1902, pag. 127) hingewiesen zu haben. Es heifst dort, dafs die Lösung jener Frage „durch die Theorie der Schrumpfelung und elastischen Entfaltung vorgezeichnet“ sei. Meine Absicht, diese Auffassung selbst zu prüfen, ist damals dadurch vereitelt worden, dafs ich durch die physikalische Bearbeitung von Kohäsionsproblemen zu sehr in Anspruch genommen war. An einem lebenden Exemplare von Tillandsia Gardneri, das mir durch die Güte des Herausgebers dieser Zeitschrift zur Verfügung stand, konnte ich mich aber vor kurzem von der Richtigkeit der damals geäufserten Ansicht überzeugen.

Dafs Mez den erwähnten Fingerzeig übersehen hat, ist ja durchaus verständlich; weniger aber wohl, dafs er von meinen seit Jahren fortgesetzten Untersuchungen über Kohäsionsmechanismen nicht die mindeste Notiz genommen hat. Vermutlich hängt das damit zusammen, dafs das Verhalten der Pflanzenzellen bei Wasserverlust überhaupt noch nicht hinreichend bekannt oder verstanden ist. Die Ursache hiervon scheint mir z. T. die zu sein, dafs es bisher an einfachen physikalischen Vergleichsversuchen gefehlt hat, die die Erscheinungen des Schrumpfelns und der Entfaltung anschaulich vorführen. Daher möchte ich im folgenden zunächst einige solcher Versuche mitteilen, bei denen die pflanzlichen Membranen durch Stücke von Rindsdarm oder Schweins- und Ochsenblase vertreten werden.

Der erste dieser Versuche soll lediglich die Tatsache der Kohäsion des Wassers demonstrieren, der zweite das Schrumpfeln künstlicher Zellen in freier Luft zur Erscheinung bringen. Die Versuche 3, 4 und 5 sollen nachweisen, dafs dieses Schrumpfeln im allgemeinen nicht einfach als „Kollabieren“ eines durch den Wasserverlust haltlos gewordenen Membrangerüstes und ebensowenig als Folge des Luftdruckes aufgefafst werden darf, sondern eine Kohäsionswirkung ist, die unter Umständen einen erheblichen Widerstand zu überwinden vermag. Der Versuch 6 endlich soll dartun, wie bei einer wasserarm gewordenen Zelle die durch den Kohäsionszug gespannte Membran, gleichsam als ob ein Pumpenkolben saugte, bei Zufuhr von frischem Wasser, dieses rasch in den Zellraum hineinzieht (Demonstration der elastischen Enfaltung). Dieser letzte Versuch wird uns dann zu den Verhältnissen bei Tillandsia und anderen Bromeliaceen hinüberleiten.

II.

Versuch 1. Nachweis der Kohäsion des Wassers.

Ein Glasrohr von etwa 15 cm Länge und 6 mm lichter Weite, an dessen einem Ende eine birnförmige Erweiterung von 5 cm Durchmesser angeblasen ist, wird mit Wasser und Quecksilber gefüllt, und zwar wird etwa so viel Quecksilber genommen, dafs die Säule desselben, wenn man das Rohr mit dem Finger schliefst und mit der Erweiterung nach oben aufrecht hält, das engere Rohr ungefähr ausfüllt. Das Rohr ist an zwei Stellen etwas ausgewulstet und trägt zwischen diesen Wulsten lose einen Kupferring, in den drei Drähte eingefügt sind, deren freie Enden sich umbiegen. Vermittelst dieser

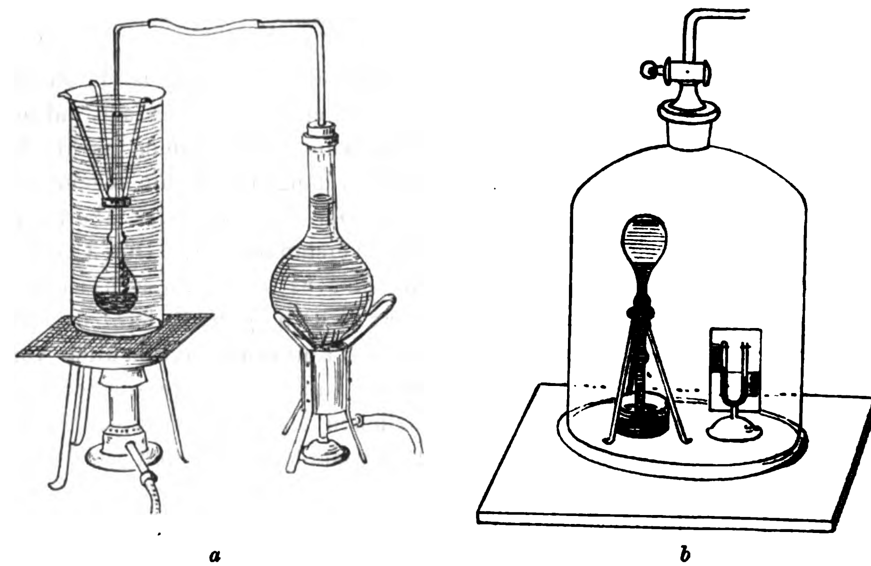


Fig. 1.

hakenartigen Enden wird das gefüllte Rohr in ein Becherglas eingehängt, so dafs die Birne etwa 1 cm vom Boden desselben absteht. Das Becherglas wird nun mit Wasser soweit gefüllt, dafs sich die Rohrmündung etwa 2 cm unter der Wasseroberfläche befindet, und dann auf einem Drahtnetz über eine kräftige Flamme gebracht.

Es handelt sich nämlich darum, die Wände des Kugelrohrs sowie die Flüssigkeit, die es enthält, möglichst von Luft zu befreien. Am raschesten und sichersten geschieht dies, wenn man auch noch in einer Kochflasche Wasser über einer zweiten Flamme erhitzt und den daraus entweichenden Dampf durch ein **enges** Glasrohr, desen Spitze mit einem dünnen Gummischlauch von etwa $1^1/_2$ cm Länge versehen

ist, auf den Boden des Kugelrohres leitet. Die bald massenhaft austretenden Blasen reifsen beim Aufsteigen auch die sonst an der Innenwand des Kugelrohres haften bleibende Luftschicht mit sich. Ist nach etwa 10 Minuten das Innere das Rohres genügend ausgekocht, so kann man den Dampf, der aus der Kochflasche entweicht, zweckmäfsiger Weise weiterhin benutzen, um die noch sonst im Becherglase hängen gebliebenen Luftblasen fortzuspülen. Man braucht den Dampfstrahl nur auf jene Stellen zu lenken. Mit Hilfe des Gummischlauches gelingt es leicht, den Dampf auch unter die Aufsenwand der Birne zu dirigieren, wo sich die Luftblasen besonders massenhaft sammeln.

Sind keine Luftblasen im Wasser mehr sichtbar, so läfst man das Ganze verdeckt auf die gewöhnliche Zimmertemperatur erkalten. (Hat man Eile, so kann man das Abkühlen durch Einstellen des Becherglases in kaltes Wasser beschleunigen.) Ist die Abkühlung erfolgt, so erfafst man das Rohr am oberen Ende und hebt es in senkrechter Stellung aus dem Wasser, während sich der Ring des Drahtgestells auf den unteren Wulst hinabsenkt. Dann verschliefst man die Rohrmündung mit dem rechten Zeigefinger, kehrt das Rohr um und taucht es aufrecht in einen Napf mit Quecksilber.[1]) In dieser Stellung wird das Rohr durch das Drahtgestell erhalten, dessen freie Enden sich nun als Dreifufs auf die Unterlage stützen und den Glaskörper tragen. Derselbe kommt nun mitsamt seinem Quecksilbernapf und mit einer Barometerprobe auf einer Glasplatte unter einen Rezipienten, aus dem man die Luft etwa durch eine Wasserluftpumpe absaugt.

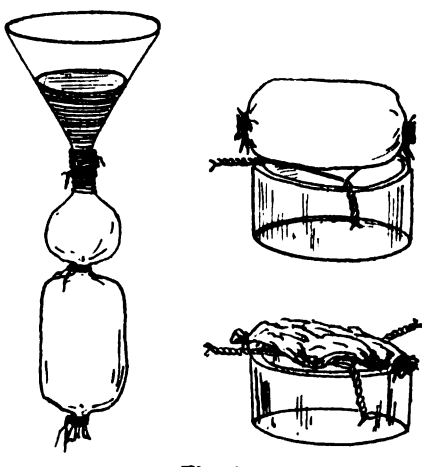
Die Beobachtung, auf die es ankommt, ist nun die, dafs das Quecksilber im Rohr in seiner Höhe von ca. 15 cm stehen bleibt, wenngleich der Druck im Rezipienten, den man an der Barometerprobe abliest, beispielsweise auf 1 cm gesunken ist. Es ist also nicht der Luft- oder Dampfdruck, der das Quecksilber auf der Höhe von 15 cm erhält, sondern die Kohäsion des Wassers, das seinerseits an der Glaswand haftet. Für die rasche Demonstration des Versuches empfiehlt es sich, denselben soweit vorzubereiten, dafs man das Kugelrohr bei Beginn des Vortrages aus dem Becherglas heben und unter dem Rezipienten aufstellen kann. Hat die Wasserleitung genügenden Druck, so tritt das gewünschte Resultat schon nach einigen Minuten

1) Die obige Anweisung ist so ausführlich gegeben, weil das Gelingen des Versuches davon abhängt, dafs bei dem Aufstellen des Rohres im Quecksilber auch nicht ein kleines Luftbläschen wieder eindringt.

hervor. Vor starken Erschütterungen mufs man dann allerdings den Apparat hüten, da sonst leicht die Wassermasse unter Dampfbildung reifst.[1])

Versuch 2. Schrumpfeln künstlicher Zellen in freier Luft.

Aus frischem Dünndarm vom Rinde schneide man ein etwa 8 cm langes Stück heraus, binde das eine Ende wie einen Wurstzipfel fest zu, lege das andere auf eine Strecke von etwa 2 cm um das Rohr eines gewöhnlichen gläsernen Filtriertrichters und befestige es daran mit Bindfaden luftdicht. Durch den Trichter giefse man nun luftarmes Wasser soweit ein, dafs es auch den Trichter noch z. T. füllt und schnüre dann das Darmstück auch am oberen Ende einige Zentimeter unterhalb des Glasrohres luftdicht ab, so dafs man ein kurzes, prall mit Wasser gefülltes Würstchen erhält.[2]) Dieses hänge man nun an einem trockenen Platze über einem Glasnäpfchen auf oder bette es auf ein über den Napf gelegtes Drahtdreieck. Das Untersetzen eines Gefäfschens ist darum angebracht, weil das Wasser aus der „Zelle" nicht blofs in Dampfform entweicht sondern durch sein Eigengewicht, sowie anfänglich durch die Spannung der Wand, auch in flüssigem Zustande herausgeprefst wird. Infolge dieses Wasserverlustes tritt nun das Schrumpfeln bald ein. War das Säckchen z. B. an einem Zipfel aufgehängt, so bilden sich, vom oberen Ende aus, immer zunehmende schlaffe Falten, wie bei einem geleerten Tabaksbeutel. Hat man von Anfang an zwei solcher Säckchen hergestellt, so kann man dartun, dafs sich zwischen


Fig. 2.

1) Daher ist es z. B. geratener, den Apparat in einer Fensternische aufzustellen als auf dem Experimentiertisch. — Das ausgekochte Wasser bewahre man in einer verschlossenen Flasche auf und benutze es zu den folgenden Versuchen.

2) Man achte namentlich beim folgenden Versuch darauf, dafs die Darmfläche, an der etwa noch Fetteile hängen, nach aufsen kommt und die glatte Schleimhaut die Innenseite der künstlichen Zelle bildet. Das Fettgewebe läfst sich nämlich schwer von Luft befreien.

diesen Falten nur Wasser und keine Luft befindet, indem man bei einem der Säckchen die obere Umschnürung löst und mittelst eines Glasröhrchens Luft einbläst. Dieselbe hebt sich nun sofort deutlich vom Wasser ab, indem sie das Licht durchscheinen läſst, während die geschlossen gebliebene Zelle ganz und gar undurchsichtig ist.

Nach einigen Tagen ist diese Zelle vollständig zu einem festen Körper zusammengeschnurrt. Bringt man diesen wieder in Wasser, so quillt die Wandung zwar wieder auf, dagegen schwillt der Hohlraum der Zelle bei weitem nicht zu der früheren Gröſse an, sondern bleibt sehr reduziert. Somit veranschaulicht uns dieser Versuch das Verhalten aller zartwandigen Pflanzenzellen beim Welken und Verdorren. Man versteht hiernach auch, warum dürre Blätter, Rinden usw. im Wasser nicht das ursprüngliche Volumen des saftigen Zustandes wieder annehmen: die Elastizität ihrer Wandungen ist zu gering, um die Zerknitterung aufzuheben.

Versuch 3. Schrumpfeln einer künstlichen Zelle im Vakuum.

Weil man vermuten könnte, daſs das beim vorigen Versuche zu beobachtende „Zusammenfallen“ der Zellen auf dem äuſseren Luftdruck beruhe, empfiehlt es sich, zunächst denselben Versuch im luftverdünnten Raum zu wiederholen. Hierbei bedarf es aber einiger Vorsichtsmaſsregeln. Erstens sorge man dafür, daſs sich bei der Herstellung des „Wasserwürstchens“ zwischen dem unteren Ende des Trichterrohres und dem oberen des Darmstückes nicht Luftblasen halten können. Daher bestreiche man das Trichterrohr, ehe man den Darm darum befestigt, mit etwas Spirituslack und achte darauf, daſs die Umschnürung bis an den unteren Rand des Glasrohres reicht. Nun erst gieſse man luftarmes Wasser ein, so daſs es den Trichter zum Teil mit erfüllt, schnüre aber die „Zelle“ noch nicht sofort ab, sondern senke das Darmstück mit dem Trichter vorerst in ein Cylinderglas, das groſsenteils mit luftarmem Wasser gefüllt ist, derart, daſs der Trichter auf dem Rande dieses Glases aufliegt. Den so hergestellten Apparat bringe man nun mit einer Barometerprobe und einem Glase mit konzentrierter Schwefelsäure unter den Rezipienten der Luftpumpe und setze das Aussaugen so lange fort, bis man konstatiert hat, daſs aus dem Innern des „Würstchens“ für längere Zeit keine Blasen mehr durch den Trichter aufsteigen, obwohl der Barometerstand unter die Dampftension (diese ist, in Millimetern Quecksilber

gemessen, annähernd der Zimmertemperatur in Celsius-Graden gleich) gesunken ist.[1]) Nun darf man sicher sein, dafs das Wasser im Darmstück luftfrei genug ist und kann dasselbe endlich unterhalb des Trichters abschnüren. Man schneidet die Zelle nun vom Trichter ab, bettet sie auf ein Drahtdreieck über einen Napf und bringt sie nebst der Barometerprobe und einem Standglase mit reichlicher Menge von trockenem P_2O_5 (dem Acidum phosphoricum anhydricum albissimum der chemischen Fabriken) unter den Rezipienten zurück. Hat man den Gasdruck in demselben durch die Wasserluftpumpe erheblich unter die Dampftension erniedrigt, so schliefst man den Rezipienten ab und läfst ihn einige Tage stehen. Die künstliche

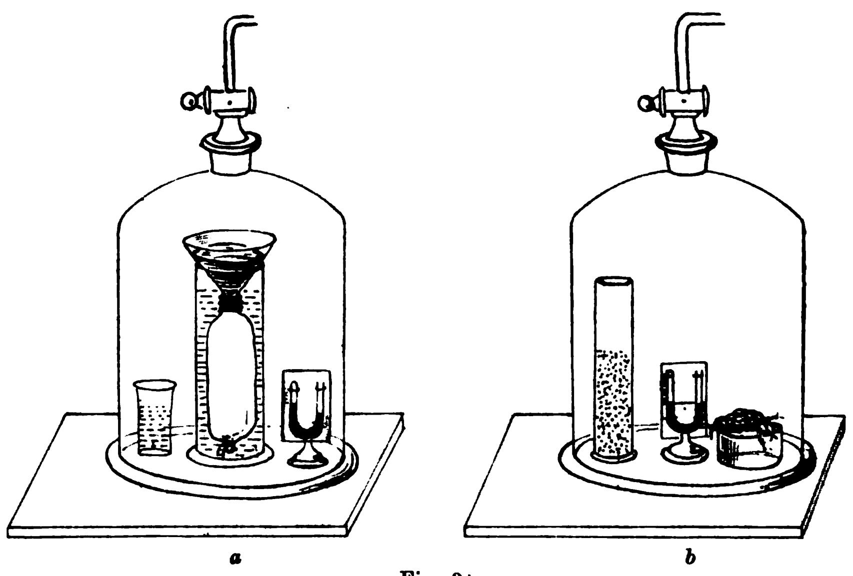


Fig. 3.

Zelle schrumpfelt nun genau so wie in freier Luft und vertrocknet völlig, so dafs die aneinander gezogenen Wandpartien oft so fest miteinander verklebt sind, wie etwa eine Briefmarke an ihren Umschlag, und sich erst nach längerem Liegen im Wasser von einander lösen lassen. Bei den natürlichen Pflanzenzellen tritt dieses Verkitten nur darum nicht ein, weil ihre Wandungen nicht so schleimig-klebrig sind wie die Darmhaut. Im übrigen verhalten sie sich im

1) Am besten läfst man den Apparat in dem evakuierten Raume einige Stunden stehen und überzeugt sich, ehe man ihn herausnimmt, davon, dafs sich auch beim Beklopfen der Glocke keine Blasen mehr entwickeln.

Vakuum, selbst bei der Erniedrigung des Druckes auf annähernd Null, ebenso wie unsere künstliche Zelle.[1])

Versuch 4. Verhalten künstlicher Zellen, deren Membran durch den Wasserverlust gespannt wird, in freier Luft.

Um die inneren Vorgänge beim Schrumpfeln weiter zu verfolgen, überbinde man die weite Mündung eines Glockentrichterrohres von etwa 4—5 cm Trichteröffnung, 6 mm lichter Rohrweite und ungefähr 35 cm Länge mit einem Wandstück längs-aufgeschnittenen Rindsdünndarmes und umschnüre die umgelegten Ränder der Membran mehrfach, um den luftdichten Abschlufs zu sichern. Dies Rohr wird ganz mit ausgekochtem Wasser gefüllt und nach Art des Torricelli'schen Versuches, mit der freien Rohrmündung in Quecksilber tauchend, an einem warmen und trockenen Orte senkrecht aufgestellt. Wenn das Wasser durch die Membran rasch verdunsten kann, so steigt das Quecksilber in dem Glasrohre recht bald. Bei einem Versuche erreichte es in drei Tagen die Höhe von 32 cm. Dabei wird die Membran entsprechend stark nach unten eingezogen.[2])

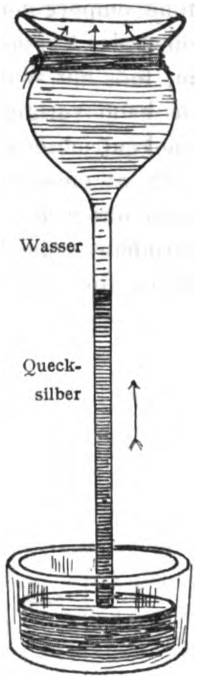


Fig. 4.

Versuch 5. Verhalten einer künstlichen wasserarmen Zelle mit gespannter Membran im „Vakuum".

Die meisten, die den vorhergehenden Versuch kennen lernen, werden sich zunächst noch keine klare Vorstellung von dem Spannungszustande machen, in dem sich das Wasser dabei befindet. Denn sie können sich von der Vorstellung anfänglich nicht loslösen, dafs das Quecksilber einfach durch den Luftdruck hinter dem verdunstenden Wasser hergeprefst würde, ohne seinerseits einen wesentlichen Zug an dem

1) Über den exakten Nachweis hiervon vgl. u. a. Physikal. Zeitschrift 1901, II, pag. 493 ff. und Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1900, pag. 217. Für einen gröberen Versuch genügt es, krautige Stengel oder Blattstiele (z. B. von Heracleum), Spargelsprosse, junge Holundertriebe, Apfelstücke oder dergl. im Vakuum der Wasserluftpumpe neben einem Gefäfs mit P_2O_5 austrocknen zu lassen.

2) Nach Askenasy (Verhandl. des Naturhist. Med.-Ver. zu Heidelberg 1896, N. F. V. pag. 6 des Sonderabdruckes vom 6. März 1896) sind solche Versuche von Magnus und Liebig bereits angestellt worden.

Wasser auszuüben. Daher ist es angebracht, in dieser Hinsicht nicht blofs an den Versuch 1 zu erinnern, sondern einen besonderen Transpirationsversuch im luftverdünnten Raum anzustellen und nachzuweisen, dafs auch dort das Quecksilber weit über die barometrische Höhe emporgehoben wird. Die Vorbereitungen dieses Versuches sind denen des Versuches 1 ganz entsprechend. Man benutzt jedoch nicht ein, teils mit Wasser, teils mit Quecksilber gefülltes Kugelrohr, sondern wie beim vorigen Versuche ein mit tierischer Membran überspanntes Glockentrichterrohr, in das anfangs blofs Wasser gegossen wird. Man wählt es entsprechend kürzer als beim vorigen Versuche, um es bequem unter dem Rezipienten aufstellen zu können, und benutzt statt Darmhaut, da das Rohr ausgekocht werden mufs, der Sicherheit halber die stärkere Ochsen- oder Schweinsblase. Beim Auskochen darf man das Trichterrohr lose im Becherglase unterbringen, achte aber darauf, dafs das mit einem Gummischlauchende versehene Dampfrohr der Kochflasche nicht zu nahe über der Membran mündet, da diese sonst leiden könnte. Nach der Abkühlung wird das wassergefüllte Trichterrohr, mit der Mündung in Quecksilber tauchend, an einem passenden Stativ aufrecht befestigt (z. B. in einen seitlich geöffneten Ring eingeschoben und daran festgebunden) und nebst der Barometerprobe und einem Standglas mit einem reichlichen Quantum P_2O_5 unter dem Rezipienten untergebracht. Ist der Druck in demselben durch Absaugen einige Millimeter unter den Druck des gesättigten Dampfes gefallen, so schliefst man den Rezipienten ab und bringt ihn ev. an einem vor Erschütterungen geschützten Orte unter. Bei einem meiner Versuche war das Quecksilber infolge der Transpiration nach 24 Stunden auf eine Höhe von $15^1/_2$ cm gehoben worden, obwohl sich der Druck im Rezipienten nur auf 5—6 mm belief. Hiernach vermag also die Kohäsion des Wassers zu leisten, was man beim vorigen Versuche dem Luftdrucke zuzuschreiben geneigt war. Man wird also auch beim vorigen Versuche den Luftdruck als treibende, das Quecksilber aufwärtspressende

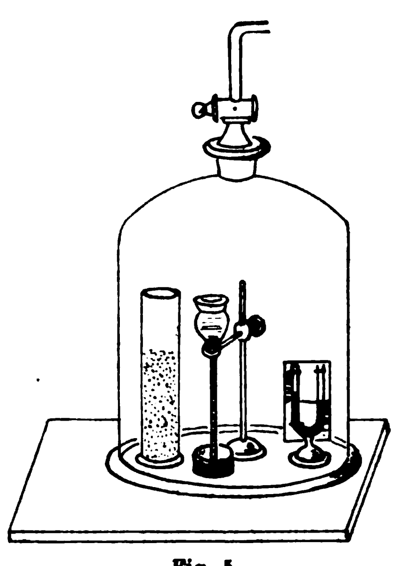


Fig. 5.

Kraft nur in dem Falle heranziehen dürfen, wenn die Kohäsion der Flüssigkeiten zum Hube des Quecksilbers nicht ausreichen sollte. — Nun erwäge man einmal für einen Augenblick, warum wir den benutzten Apparat ausgekocht haben. Es geschieht nur, um die Entwicklung von Luft- und Dampfblasen zu verhindern, die die Kohäsion der Flüssigkeit unterbrechen könnten. In freier Luft ist aber die Gefahr des Auftretens solcher Blasen bei dem hohen Druck, der auf der Flüssigkeit seitens der Atmosphäre lastet, ungemein verringert, d. h. der Zusammenhang der Flüssigkeitsteilchen und ihre Adhäsion an der Wand weit mehr gesichert als im Vakuum. Daher hat man das Aufsteigen des Quecksilbers in Versuch 4, so lange keine Gasblasen auftreten, ebenfalls als Kohäsionszug aufzufassen: das Wasser zieht das Quecksilber in die Höhe; dieses zieht umgekehrt am Wasser. Auf diese Weise kommt das Resultat des folgenden Versuches zustande.

Versuch 6. Die Wiederaufnahme von Wasser durch die Spannungswirkung der Zelle.

Wenn das Quecksilber während des Versuches 4 eine Strecke weit gestiegen ist, so giefse man Wasser in den durch die einwärtsgezogene Membran gebildeten Napf am Gipfel des Glockentrichters. Man wird bald wahrnehmen, wie das Quecksilber sinkt, ein Zeichen dafür, dafs ein beträchtlicher Teil des aufgegossenen Wassers durch die Membran hindurch in das Innere der Zelle gesogen wird.[1]) Dabei flacht sich natürlich die Wölbung der eingezogenen Membran mit dem nachlassenden Zuge mehr und mehr ab; sie bleibt aber immer noch etwas gespannt, weil ja das Gewicht der Wassersäule des Trichterrohres für sich noch spannend wirkt.[2])

Dieser Versuch bringt uns nun die Pumpwirkung, welche die natürlichen Pflanzenzellen im geschrumpfelten Zustande ausüben, in willkommener Weise zur Anschauung. An Stelle des Quecksilbergewichtes wirkt aber saugend in der Natur die elastische Spannung der einwärtsgezogenen Membranen. Man könnte versucht sein, diese Saugung mit der eines Pumpenkolbens zu vergleichen. Jedoch ist der

1) Beispielsweise fiel das Quecksilber einmal, als es nur 6 cm hoch stand, in zwei Minuten um etwa 3,5 cm. Ein andermal fiel es von $16^1/_2$ cm in der ersten Minute um 6, in der zweiten um 3 cm und stand nach vier Minuten mit dem äufseren Niveau gleich.

2) In etwas anderer Form findet sich dieser Versuch schon bei Askenasy (Verhandl. des Naturhist. Med. Ver. zu Heidelberg 1896, 6. März 1896, pag. 13 des Sonderdrucks).

ursächliche Zusammenhang ein anderer als bei der gewöhnlichen Pumpe. Bei unserem Versuche ist nämlich der Luftdruck als dynamischer Faktor, wie besondere Untersuchungen ergeben haben,[1]) unbeteiligt. Man hat sich den Vorgang vielmehr so vorzustellen, dafs das Quecksilber, bzw. in der Natur die gespannte Membran, an dem anhaftenden Wasser zieht, dafs aber dieser Zug sich durch die feinen Poren der Membran auf das Aufsenwasser fortsetzt und dieses vermöge der Kohäsion in das Zellinnere hineinbefördert. Dafs die Kohäsion sich durch diese Poren tatsächlich hindurch erstreckt, kann man nämlich dadurch beweisen, dafs man auch im luftverdünnten Raum Wasser durch eine solche Membran abzuhebern vermag.

III.

Der Saugmechanismus der wasseraufnehmenden Haare bei epiphytischen Bromeliaceen.

Nachdem Schimper (Bot. Zentralbl. 1884, XVII, pag. 320 ff.) auf die Funktion und den eigenartigen Bau der Schuppenhaare von Tillandsia aufmerksam gemacht hatte, hat meines Wissens zuerst Haberlandt (Physiol. Pflanzenanatomie 1896 pag. 209) hervorgehoben, dafs die Membranen der mittleren Haarzellen von Vriesea psittacina beim Wasserverlust wellig verbogen werden (vgl. seine Fig. 81, 82, pag. 208). Nach einem Referat in dem Bot. Centralbl. von 1902 (Bd. 89, pag. 149) beschreibt Hedlund die trockenen Haarzellen von Karatas Plumieri als „Schalen mit doppeltem Boden", indem die Aufsenwand jeder Zelle so weit eingezogen werde, dafs sie die opponierte Zellwand berühre. Erst beim Wasserzutritt sollen sich diese Membranen wieder trennen und die so entstandenen Räume von neuem mit Flüssigkeit füllen. Wie früher bemerkt, hat auch Mez die Zerknitterung der betreffenden Tillandsiazellen bei dem Wasserverlust und ihre Entfaltung bei neuer Zufuhr der Flüssigkeit nachdrücklich hervorgehoben.

Wenn man sich nun Rechenschaft darüber geben soll, wie diese Formänderungen zustande kommen, so ist es zunächst von Wichtigkeit festzustellen, dafs jenes Verhalten der Haarzellen gar nichts Absonderliches oder gar ihnen allein Eigentümliches ist. Man mache blofs Quer- und Längsschnitte durch das ganze Blattgewebe von Tillandsia, wenn dasselbe zuvor stark ausgetrocknet ist, und betrachte

1) Vgl. hierüber u. a. Physik. Zeitschr. 1901. pag. 493 ff.; Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1899 pag. 107 und 1900 pag. 48 ff.

sie in Alkohol. Man wird das ganze Parenchym ebenso zerknittert finden wie die Haarzellen. Es ist dies lediglich die unserem Versuche 2 entsprechende Form wasserarmer Zellen mit zarten Wänden, wie sie jeder schrumpfelnde Apfel, jedes verwelkte Blatt etc. aufweist. Es ist ferner auch leicht, sich entsprechend unserem Versuche 3 davon zu überzeugen, dafs der Luftdruck bei jener Zelldeformation ganz unbeteiligt ist, leicht wenigstens für den, dem der nötige Apparat zur Verfügung steht (vgl. Physikal. Zeitschr. 1901, pag. 493 ff.). Sowohl an ganzen Blattstücken von Tillandsia, wie an mikroskopischen Schnitten derselben tritt die Zerknitterung aller genannter Zellen im Vakuum in unvermindertem Mafse auf.

Noch weit bequemer ist es nachzuweisen, dafs die besprochene Deformation nicht durch die Austrocknung der Membranen bewirkt wird. Man kann nämlich mikroskopische Schnitte von Tillandsia-Blättern vollständig austrocknen lassen, ohne dafs an den Haar- oder Parenchymzellen auch nur eine Spur von Membranfaltung auftritt, wenn man nur das Zustandekommen des Kohäsionszuges verhindert. Zu diesem Behufe lasse man lebende Blattstücke von Tillandsia einige Zeit (eine oder mehrere Stunden) in Wasser liegen, damit sie sich möglichst prall mit Flüssigkeit füllen, stelle davon zwischen Holundermark zarte Quer- und Längsschnitte her und lasse diese, damit sie nicht etwa am Objektträger ankleben, an der Nadelspitze austrocknen. Betrachtet man sie nunmehr unter alc. abs. oder Xylol mit dem Mikroskop, so findet man sämtliche angeschnittene Zellen der Haare und des Parenchyms ebenso weit offen und ebenso faltenlos wie im wassergesättigten Zustande, obwohl die Membranen ganz ausgetrocknet sind. Nur da, wo die Schnitte gröfsere Dicke haben und die Zellen geschlossen geblieben waren, sind die Zelllumina verschwunden oder durch Falten eingeengt.

Bei Antheren, bei Sporangien von Equisetum und Selaginella und bei Moosblättern ist es mir früher gelungen, den Beweis dafür dafs die Austrocknung der Membranen ohne gleichzeitige Kohäsionswirkung kein Schrumpfeln bewirkt, am ganzen unverletzten Organ zu führen, indem ich dasselbe, mit alc. abs. völlig durchtränkt, dem Vakuum aussetzte, wo die Flüssigkeit zu schnell verdampfte, um einen Kohäsionszug ausüben zu können. Bei Tillandsia-Blättern ist mir dieser Versuch jedoch nicht gelungen. Sie trocknen auch unter den angegebenen Umständen nur langsam aus, so dafs sich die Kohäsionswirkung ebenso vollständig wie im Freien vollziehen kann. Offenbar sind ihre Gewebe auf das Festhalten von Flüssigkeit bei weitem

besser eingerichtet als die oben erwähnten Organe. Namentlich werden die Flügel der Haarschuppen in dieser Beziehung für die Pflanze günstig wirken. Denn sie schaffen eine grofse Anzahl ausgedehnter Kapillarräume an der Blattoberfläche, die die Flüssigkeit nur langsam abdunsten lassen. Bei Schuppenhaaren, die durch Abschaben isoliert sind, gelingt es einigermafsen, die Lumina ihrer unverletzten Zellen trotz der Membranschrumpfung offen zu erhalten, wie daraus hervorgeht, dafs man bei neuer Wasserzufuhr die Zeit der Blasenverdrängung in ihren Zellräumen auf die fünf- bis achtfache steigern kann. Das Verfahren hierbei ist ähnlich dem, das ich in dieser Zeitschrift (1903, Bd. 92, pag. 127) von Moosblättern angegeben habe. Doch lohnt sichs nicht, hier näher darauf einzugehen.

Verlassen wir lieber den Prozefs, der durch die Wasserabnahme verursacht wird, und wenden uns den Vorgängen zu, die mit der Wasseraufnahme zusammenhängen. Hier ist wiederum in erster Linie hervorzuheben, dafs sich die Entfaltung im Wasser nicht nur an den Haarzellen, sondern an sämtlichen Zellen des Blattgewebes vollzieht. Wenn nun Mez bei den Haarzellen diesen Vorgang auf die Quellung des Deckels, d. h. ihrer sehr stark verdickten Membran zurückführen will, so fragt es sich, wie er nach dieser Vorstellung das gleiche Verhalten der übrigen Zellen erklären wird, die solche Membranverstärkung von sehr quellungsfähigem Charakter ganz entbehren. Die Heranziehung der Osmose zur Deutung dieser speziellen Vorgänge ist auch nicht zulässig, denn die erwähnte Entfaltung geht bei ganz zarten Schnitten ausgetrockneter Tillandsia-Blätter mit lauter geöffneten (angeschnittenen) Zellen noch prompter vonstatten als bei unverletzten Geweben.

Hiernach hängt die Entfaltung der vollständig ausgetrockneten zerknitterten Haarzellen allerdings mit der erneuten Imbibition der Zellwandung zusammen, aber nicht mit dem Umstande, dafs diese dadurch ihr Volum vermehren, d. h. quellen, sondern damit, dafs die Membranen durch den Wassereintritt aus dem Zustande der Trockenstarre gleichsam erlöst und ihre Teilchen wieder gegeneinander beweglich werden, so dafs die ihnen beim Austrocknen im gefalteten Zustande aufgezwungenen Verschiebungen rückgängig, mit anderen Worten: ihre elastischen Kräfte frei werden. Halbwegs pafst hier der Vergleich mit einem zerknitterten Papierballen, der sich in einer gröfseren Menge Wassers wieder ausbreitet. Ein besseres Beispiel von Trockenstarre habe ich kürzlich gelegentlich meiner Versuche zur Herstellung „künstlicher

Zellen“ aus tierischer Membran kennen gelernt. Als solche benutzte ich nämlich anfangs ganze Harnblasen vom Schwein oder Schaf, wie sie trocken aufgeblasen beim Schlächter zu haben sind. Durch das Einblasen von Luft sind die Wandungen derselben weit über das natürliche Maſs gedehnt und verdünnt worden. Auch der Zutritt von kaltem oder warmem Wasser reicht nicht hin, um diese künstliche Dehnung rückgängig zu machen. Setzt man die Blase aber etwa mit Wasser gefüllt und oben mit einem offenen Glasrohr versehen einige Zeit der Einwirkung von Wasser aus, das nahezu Siedetemperatur hat, so wird man wahrscheinlich überrascht sein zu bemerken, wie sich ihre Dimensionen immer mehr verkürzen und wie dadurch ihr Gesamtvolum (auſsen gemessen) beispielsweise auf den zwanzigsten Teil des vorgängigen sinkt, während sich ihre Wandungen entsprechend verdicken. Offenbar hat also in der trockenen Membran eine Art Starrezustand geherrscht, der erst durch heiſses Wasser gehoben wird. Bei den meisten pflanzlichen Membranen genügt hierzu schon Wasser von gewöhnlicher Temperatur.

Kehren wir zu den Tillandsia-Haaren zurück, so ist klar, daſs, so lange ihre Zelllumina noch Wasser enthalten, ihre Membranen einen elastischen Widerstand gegenüber dem Kohäsionszuge der Zellflüssigkeit ausüben. Ihre Saugwirkung erklärt sich also unter diesen Umständen genau so wie die bei Versuch 6 beobachtete. Diese Saugwirkung wächst natürlich mit der Gröſse des Widerstandes, den die Membran dem Einwärts- oder Verbiegen entgegensetzt. Hiermit wird wohl die starke Verdickung des „Deckels“ der Haarschuppen in erster Linie zusammenhängen. Und so erklärt sich der Bau und das Verhalten jener Haare beim Wechsel des Wassergehaltes aus der Kohäsionstheorie, wie mir scheint, ganz ungezwungen.

Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen.

Von Dr. Hugo Fischer, Bonn.

Die Gedanken, welche in den Jahren 1880 und 1882 Julius Sachs über „Stoff und Form der Pflanzenorgane" veröffentlichte, sind, wie es scheint, auf dem Wege der Vergessenheit anheimzufallen — was sehr zu bedauern wäre! Zwei Ursachen haben wohl vornehmlich dahin gewirkt; einerseits der Umstand, dafs jene Gedanken immerhin hypothetischer Art und wir auch heute noch kaum in der Lage sind, ihnen durch Versuche eine exakte Grundlage zu geben und auf dem angedeuteten Wege weiter vorzudringen, andererseits die Tatsache, dafs Sachs selbst manches, was recht unwahrscheinlich und zum Teil bereits direkt widerlegt ist (vgl. später), mit seiner Theorie in Verbindung gebracht hat.

Der Grundgedanke ist jedenfalls richtig: wenn wir jemals eine wissenschaftliche Erklärung für die organische Gestaltenbildung zu finden imstande sein werden, so kann es nur geschehen durch den Vergleich mit der anorganischen Gestaltung; aus dem einfachen Grunde, weil wir nirgend anderswo finden, dafs Gestalten so sichtlich von selbst entstehen, wie die der Kristalle oder gewisser anderer Formen unbelebter Stoffe auf der einen, die der Zellen, der Organe, der Organismen auf der anderen Seite. Dafs in beiden Fällen eine auf ähnlichen Grundlagen beruhende Gesetzmäfsigkeit herrsche, ist wenigstens von vornherein nicht unwahrscheinlich. — Vielleicht ist der Hinweis von Interesse, dafs für eine bestimmte Pflanzengruppe schon im Jahre 1861 Uloth (1, pag. 569) ausgesprochen hat: „überhaupt zeigen die meisten Flechten auf verschiedenen Substraten eine habituelle Verschiedenheit, die ohne Zweifel ihren Grund in den in verschiedenen Verhältnissen und Bedingungen gebotenen Nahrungsstoffen hat".

Es ist nicht meine Absicht, die Theorie der Gestaltbildung hier weiter auszuführen, ich komme zu dem, was Sachs insbesondere als „blütenbildende Stoffe" bezeichnete. Mich dazu zu äufsern bestimmt mich vor allem ein Aufsatz, welchen O. Loew vor kurzem in diesen Blättern (dieser Band, pag. 124) veröffentlicht hat, und in welchem der Genannte Ansichten ausspricht, die sich fast genau mit

demjenigen decken, was ich selbst mir im Lauf von Jahren über diese Frage zusammengereimt habe. Leider bin ich nicht in der Lage, meinen Anschauungen eine genügende experimentelle Stütze zu geben; die Verhältnisse, unter welchen ich arbeite, waren dem nicht günstig, viel Zeit habe ich mit Versuchen verloren, die wegen unzureichender Mittel in den Anfängen stecken blieben — der wünschenswerte Beweis kann hier nur durch sehr umfassende Versuchsreihen erbracht werden. Immerhin kann ich einiges anführen, was für meine Ansichten zu sprechen scheint.

Unter blütenbildenden Stoffen kann man dreierlei verschiedene Dinge verstehen, die ich hier kurz als Form-, Bau- und Reizstoffe bezeichnen möchte.

Formstoffe wären die blütenbildenden (bezw. organbildenden) Stoffe im Sachs'schen Sinne, die durch ihre Gegenwart die Entstehung der Gestalten bedingen. Wenn ich das Vorhandensein solcher (auch für alle Gestaltung im vegetativen Teil) als wahrscheinlich erachte, so geschieht es ganz besonders in Rücksicht auf die Vererbung, die eine Erklärung durch etwas Substantielles geradezu fordert.[1]) Die Tatsache, dafs Organismen um so ähnlicher oder unähnlicher in ihrem Chemismus sind, je näher oder entfernter sie sich im System stehen, ist durch so viele Einzelbeobachtungen bestätigt, dafs sie nicht geleugnet werden kann. Dem entsprechen durchaus die bekannten Beziehungen zwischen chemischer Beschaffenheit und Kristallform bei unbelebten Substanzen.

Was Baustoffe sind, brauche ich nicht zu erläutern; nur könnte man vielleicht streiten über den Umfang, in welchem hier das Wort zu gebrauchen wäre; davon später, den Streit würde ich übrigens für belanglos halten.

Als Reizstoffe würden solche Substanzen zu bezeichnen sein, welche durch ihr Vorhandensein bezw. Überwiegen in der Pflanze jenen Zustand, jene „Stimmung“ erzeugen, in welcher dieselbe von der vegetativen Entwicklung zur Blütenbildung übergeht. Das Verschwinden oder Zurücktreten dieser Reizstoffe müfste umgekehrt die Blütenbildung wieder unterdrücken.

---

1) Alle bisher aufgestellten spezieller ausgeführten Vererbungstheorien haben, so viel sich auch zugunsten einer jeden sagen läfst, doch leider den Fehler, nicht überzeugend zu sein. Noch ist zu vieles der subjektiven Phantasie überlassen, weil wir über den näheren Zusammenhang noch zu wenig wissen. Aber eines wissen wir: es ist ein „blindes“ Naturgesetz, das in der Vererbung sich äufsert, wie in der Kristallbildung.



Die Anschauung von Loew (a. a. O. pag. 125) kommt nun darauf hinaus, „dafs es eine gewisse Konzentration von Zucker in den Pflanzen ist, welche durch eine Art von Reizwirkung auf die embryonale Substanz ... die Blütenbildung bewirkt.“

Vergleicht man diesen Satz mit den Ausführungen von Sachs in Rücksicht auf unsere Form-, Bau- und Reizstoffe, so leuchtet alsbald der Unterschied der beiden Auffassungen ein: nach Sachs sind die Reizstoffe mit den Formstoffen identisch, nach Loew gehören erstere zu den Baustoffen. Da (vgl. o.) die Formstoffe doch wohl als in der Vererbung gegeben anzusehen sind,[1] so hat die Ansicht von Loew (bzw. auch die meinige) von vornherein die gröfsere Wahrscheinlichkeit. Wir brauchen uns noch nicht der Teleologie in die Arme zu werfen, wenn wir anerkennen, dafs die Pflanze im allgemeinen dann zur Blütenbildung schreitet, wenn sie die nötigen Baustoffe im Überschufs besitzt. In der Pflanze stehen zwei Prinzipien miteinander im Kampf: die Erhaltung des Einzelwesens und die Fortpflanzung der Art; je nach den Lebensbedingungen kann ein Prinzip das andere unterdrücken. Blüte und Frucht sind für das Pflanzenindividuum nichts als unbequeme Schmarotzer, die jenem nur schaden und nichts nützen; darum kann man das Blühen mit Recht als eine Krankheit bezeichnen, an der ja viele Pflanzen, die „hapaxanthischen“, regelmäfsig zugrunde gehen, andere (ich erinnere an die „getriebenen“ Exemplare der Blumenhändler) so schwer geschädigt werden, dafs sie nur unter bester Pflege sich wieder erholen können.

Es ist ein „Kampf der Teile im Organismus“, den die vegetative Pflanze mit ihrer eigenen Blüte führt, ein Kampf, der sich besonders deutlich da zeigt, wo unterirdische Speicherorgane in Wettbewerb mit der Blütenbildung treten. Ein prachtvolles Beispiel erzählt Vöchting (2, pag. 24 d. S.-A.) von dem auf Helianthus tuberosus gepropften Hel. annuus: die Pflanze kränkelte und kümmerte, als sich an der Unterlage Knollen gebildet hatten; sie brachte Blüte und Frucht, nachdem die Knollen abgeschnitten waren. Das späte Blühen und (in unserem Klima) wohl regelmäfsige Ausbleiben der Samenbildung bei Helianthus tuberosus ist wohl sicher eine Folge der kräftigen Konkurrenz seitens der Knollen. Die bekannte Tatsache, dafs Lilium

1) Von den beiden Möglichkeiten: ob dieselben bereits in der Eizelle vorhanden sind oder sich erst nach der Keimung, vielleicht sogar erst kurz vor Anlegung der Blüten entwickeln, dürfte letztere die wahrscheinlichere sein.

candidum und andere Pflanzen gewöhnlich keinen Samen reifen, aufser wenn man den Stengel von der Zwiebel trennt,[1]) bietet ebenfalls Beispiele für jenen „Kampf", ferner das Auftreten von Brutzwiebeln in Blütenständen von Allium-Arten, bis zum vollständigen Verdrängen der Blütenbildung usw.

In obigem habe ich, unter Anerkennung der Ansicht Loews, stillschweigend „Zucker" und „Baustoffe" identifiziert; darin wird der aufmerksame Leser eine Unklarkeit gefunden haben — ich komme jetzt dazu, diese Unklarheit zu beseitigen.

An Baustoffen werden selbstverständlich sowohl Kohlenhydrate (Fette etc.), als auch stickstoffhaltige Substanzen verbraucht; mit welchem Recht kann man nun den ersteren eine wichtigere Rolle zuschreiben als den letzteren?

Die Antwort auf diese Frage sucht Loew an der Hand einiger Zuckerbestimmungen zu geben, ohne nach einer weiteren Erklärung des Zusammenhanges zu fragen. Die eigentliche Ursache des Verhaltens dürfte aber in folgendem liegen:

Wenn man eine Blüte in voller Entfaltung analysieren wollte, so würde man wohl allen Stickstoff, der bei der Blütenbildung verbraucht ist, in der Analyse wiederfinden (wenigstens ist uns von einer Stickstoffausscheidung, wie im Harn der höheren Tiere, aus dem Pflanzenreiche nichts bekannt); was man aber nicht restlos würde nachweisen können, das ist der verbrauchte Kohlenstoff, von welchem die Atmung eine beträchtliche Menge in Anspruch genommen hat. Dafs aber die Blütenentwicklung stets von einer sehr regen Atmung begleitet wird, das ist etwas längst allgemein Bekanntes, gibt es doch Anlafs zu einem der beliebtesten Vorlesungsversuche. Meine Meinung geht also dahin, dafs ein Überflufs an Atemmaterial, und deshalb ein Überwiegen der Kohlenhydrate über die stickstoffhaltigen Körper dasjenige Moment ist, welches als „Reiz" die Blütenbildung anregt, und zwar darum, weil eben die Blütenbildung grofse Mengen von Atemmaterial verbraucht. — Die Frage, ob wir das Atemmaterial mit zu den „Baustoffen" zählen dürfen oder nicht, ist mir zu wenig wichtig, um darauf einzugehen.

Der hier betonte Punkt, der entschiedene Mehrverbrauch (für Energiegewinnung) an Kohlenstoff gegenüber dem Stickstoff, bezogen auf den relativen Gehalt an beiden, wie die Analyse des Pflanzen-

---

1) Reife Samen erhielt ich auch an abgeschnittenen Stengeln der Dentaria bulbifera, jedoch nur, wenn sämtliche Bulbillen entfernt worden waren.

körpers ihn nachweist, verdient in mancherlei Hinsicht, namentlich in der Physiologie der Schimmelpilze, Hefen und Bakterien, entschieden mehr Beachtung, als ihm meist zuteil geworden ist. Die Säureproduktion (namentlich durch Bakterien) in zuckerhaltigen Nährböden ist gewifs eine wesentliche, aber nicht die einzige Ursache dafür, dafs die Eiweifszersetzung mit oder ohne Zucker ganz verschieden verläuft; das wichtigste ist wohl das, dafs ein Organismus notwendig ganz verschieden auf die Eiweifskörper (i. w. S.) des Substrates einwirken mufs, je nachdem er ausreichendes Atem- (oder Gär-) Material, d. h. Kohlenhydrat vorfindet, oder aber für dessen Gewinnung auf die Eiweifsspaltung angewiesen ist.

Unsere Annahme, dafs das Vorherrschen der Kohlenhydrate (einschl. Fette u. dgl.) vor den stickstoffhaltigen Substanzen (Nukleïnen, Albuminen etc.), oder mit anderen Worten: dafs das Überwiegen der Licht- und Lufternährung (Assimilation von C) über die Wasser- und Bodenernährung (Gewinnung von N, P, S usw.) den Reiz darstelle, der die Blütenbildung veranlafst, würde eine ganz ungezwungene Deutung der tausendfach gemachten Beobachtung ergeben, wonach helles Licht, Trockenheit, mangelhafte Ausbildung (event. Beschneiden) der Wurzeln, Beschränkung der Nahrungsaufnahme aus dem Boden das Blühen befördert, wohingegen Beschattung, Feuchtigkeit, reichlicher Raum für die Wurzelausbreitung und ein nährstoffreicher Boden die Blütenbildung nicht zustande kommen läfst oder wenigstens sehr einschränkt. Eine Anzahl von Beispielen dafür findet man in dem bekannten Buche von Möbius (1).

Für die Kartoffelpflanze gilt nach Wollny (1) die Regel, dafs Trockenheit und stärkere Bestrahlung der Blütenbildung förderlich, der Knollenbildung hinderlich sind, und umgekehrt[1]); darum bildet die Pflanze in ihrer sonnigen, trockenen Heimat viel weniger und kleinere Knollen aus, blüht aber weit reicher und regelmäfsiger als im mitteleuropäischen Klima, woselbst nur nach längeren Trockenperioden ein reicher Blütenansatz zu bemerken ist.

1) Wollny suchte sich die Erscheinung folgendermafsen zu erklären: Die Blütenbildung aus einem Vegetationspunkt verlangt reichliche Zellteilung bei Unterbleiben einer sofortigen und ausgiebigen Streckung dieser Zellen. Es mufs daher die Blütenbildung durch solche Einwirkungen gefördert werden, welche die Neigung zum Längenwachstum herabdrücken. Letzteres ist der Fall, wenn der Druck in den Stengeln infolge unzureichenden Wasservorrats im Boden vermindert, oder die Belichtung eine kräftige und intensive ist, wenn also die Bedingungen gegeben sind, welche mit den geschilderten, für die Blütenentwicklung als vorteilhaft angenommenen Witterungs- resp. klimatischen Verhältnissen verknüpft sind.

Von einer auffallenden Umkehrung der Regel berichtet Malkoff (1) bezüglich Sesamum orientale: „Die eine Parzelle wurde zweimal bewässert, die andere blieb ohne Bewässerung. Seit dieser Zeit hat es bis vor wenigen Tagen nicht mehr geregnet. . . . Das Sesamum stand bei beiden Versuchen ganz gut, nur mit dem Unterschiede, dafs das bewässerte schneller wuchs und etwa 10 Tage früher blühte als das andere“ — also das direkte Gegenteil von dem, was seinerzeit Möbius (a. a. O. pag. 127 ff., besond. pag. 129) experimentell festgestellt hat.

Den Gedanken, dafs es Mangel an Baustoffen sei, der das Blühen verhindere, weist Sachs zurück unter Berufung auf die Tatsache, dafs seine Versuchspflanzen beblätterte Sprosse entwickelten, die weit mehr Baumaterial verbrauchten, als einige Blüten erfordert hätten. Doch ist um diese Klippe wohl herumzukommen: die Annahme ist nicht allzu gewagt, dafs sich bei einer Anzahl von Pflanzen[1]) im Lauf langer Zeiten die nützliche Gewohnheit herausgebildet habe, bei Lichtmangel vegetative Sprosse zu treiben, nützlich darum, weil solche dem mütterlichen Organismus alsbald wieder durch Assimilation Nahrung zuzuführen imstande sind, so dafs also der geleistete Aufwand mit reichlichen Zinsen wieder eingebracht wird, sofern nicht die Verdunkelung einen zu hohen Grad erreicht. Wenn es überdies nach obigem gerade die Blütenbildung ist, die durch ein Überwiegen der Assimilate (im engeren Sinne) veranlafst wird, so kann die Pflanze bei Verminderung der Belichtung gar keine Blüte mehr erzeugen, sie mufs vielmehr, wenn sie überhaupt noch zu etwas fähig ist, vegetative Sprosse hervorbringen.

Die gewifs höchst interessanten Versuche an Blattstecklingen von Begonia und Achimenes, von denen Sachs (1, pag. 1170 d. Ges. Abh.) und Goebel (1, pag. 439) berichten, sind doch wohl nicht ausschliefslich beweisend dafür, dafs blütenbildende Stoffe in Sachs' Sinne, „Formstoffe“ unserer obigen Einteilung, und nicht das Überwiegen der Kohlenhydrate, wie Loew und ich meinen, die zeitlichen Unterschiede in dem Eintreten des blühreifen Zustandes verursacht hätten. Es wäre sehr zu wünschen, dafs ähnliche Versuche in nicht zu geringer Zahl wiederholt würden, dann aber unter genauester Kontrolle des jeweiligen Lichtgenusses und sonstiger Assimilationsbedingungen in beiden Versuchsreihen, die zu vergleichen wären mit allen denjenigen Umständen, die durch Begünstigung vegetativer Ent-

1) Nicht bei allen, denn nicht alle reagieren auf Lichtmangel in gleicher Weise.

wicklung das Blühen verzögern könnten; auch die chemische Untersuchung der Blätter, die zu den Stecklingen verwendet werden, dürfte nicht zu vernachlässigen sein. Im Gegensatz zu Goebel (a. a. O. pag. 40, oben) möchte ich annehmen, dafs die Blätter blühreifer Pflanzen reicher, nicht ärmer an Baustoffen sind,[1] zumal wenn unter solchen in erster Linie die Kohlenhydrate verstanden werden. Armut an Baumaterial kann ganz gewifs dann nicht den Blütenansatz herbeiführen, wenn es der Pflanze an Kohlenhydraten mangelt und auch die Möglichkeit, sich solche durch Assimilation zu erwerben, beschränkt oder ausgeschlossen ist.

Ein interessanter Satz findet sich in Goebels Organographie pag. 221: „Die Organbildung der chlorophylllosen dikotylen Schmarotzerpflanzen, z. B. Orobanchen, Lathraea, Balanophoreen, vollzieht sich bei Lichtabschlufs, auch die Blütenbildung. Es kann indes wohl keinem Zweifel unterliegen, dafs die ‚blütenbildenden' Stoffe des Parasiten hier durch die Nährpflanze gebildet werden." Ist es auch nur denkbar, dafs die „Formstoffe" für die Blüte und ihre Teile von der Wirtspflanze des Parasiten geliefert werden? Schwerlich! Dafs dieser seine Baustoffe von jener bezieht, ist ja gewifs, ob es aber besondere Reizstoffe gibt (in dem engeren Sinne, als Stoffe, die durch ihre Gegenwart den Anstofs zur Blütenbildung geben), die nicht mit einem Teile der Baustoffe identisch wären, das scheint mir recht fraglich; es wäre das jedenfalls eine unbewiesene und auch ganz überflüssige Hypothese. Die Auffassung, dafs der Parasit nur dann Blüten erzeugen könne, wenn die Wirtspflanze ihm ein genügendes Plus an Kohlenhydraten zur Verfügung stellt, ist hier wohl die einfachste und wahrscheinlichste.

Ein sehr bemerkenswerter Punkt zu unserer Frage ist die von Vöchting (1) beobachtete Tatsache, dafs an zygomorphen Blüten (von Mimulus und Tropaeolum) nach Aufstellung in geschwächtem Licht (also bei Mangel an Assimilaten) zuerst die Oberlippe bezw. die oberen Petala verkümmern; mit Recht fragt Vöchting (1, pag. 54 d. S.-A.): „Und wenn an der Mimulus-Blüte die Oberlippe schwindet, beruht dies nur darauf, dafs lediglich die spezifische Substanz der Oberlippe fehlt?" Die Erklärung, die Vöchting zu geben sucht, würde vielleicht ganz das Richtige getroffen haben, wenn sie weniger teleologisch gehalten wäre; er schreibt (pag. 40): „... dafs die Ober-

1) In ganz ähnlichem Sinne spricht sich Klebs (2, pag. 553) bezüglich der gleichen Objekte aus.

lippe sich als der schwächere, hinfälligere, die Unterlippe als der widerstandsfähigere Teil erweist", weiter: „. . . dafs in der grofsen Reihe der zygomorphen Blüten die Unterlippe in der Regel das reicher ausgestattete und gröfsere Gebilde ist, dem gegenüber die Oberlippe mehr oder minder zurücktritt" und: „Die nähere Betrachtung der mancherlei zygomorphen Blüten lehrt, dafs die untere Lippe in ökonomischer Beziehung ungleich wichtiger ist als die obere. Jene zieht durch Gestalt und Farbe die Insekten an und dient ihnen vor allem als Stützorgan. . . ." Die Ursache der Erscheinung dürfte wohl wiederum in dem „Kampf der Teile im Organismus" liegen: wenn die Baustoffe knapp werden, mufs ein Wettkampf aller im Werden begriffenen Organe entbrennen, und dasjenige wird den Sieg davontragen, das mit der stärksten „Avidität" die noch verfügbare Substanzmenge an sich zu reifsen vermag. Zu der Annahme, dafs dies in unserem Fall die Unterlippe sein wird, ist von den citierten Sätzen Vöchtings nur noch ein kleiner Schritt. Hier sei an die Beobachtung von Goebel (3) erinnert, wonach auch „in den kleistogamen Blüten das unterste Blumenblatt gröfser und breiter zu sein pflegt als die übrigen, obwohl es gar keine Funktion mehr hat."

Wohl gekannt, aber doch nicht genügend berücksichtigt hat Sachs folgende Tatsache: Wenn eine Pflanze, die bereits einige sichtbare Blütenanlagen besitzt, nach Verdunkelung diese nicht mehr zur Entfaltung bringt, dieselben vielmehr verkümmern und abfallen, so kann Mangel an Formstoffen unmöglich die Ursache sein, denn die Organe sind in ihrer Form ja bereits fertig angelegt, die Formstoffe also bereits an Ort und Stelle tätig. Es kann also nur Mangel an Baustoffen das Zurückbleiben der Blütenanlagen bewirken. Was aber von Pflanzen mit bereits angelegten Blütenknospen gilt, darf man wohl mit nicht allzu gewagtem Rückschlufs auch auf solche übertragen, die sich zurzeit noch gar nicht zum Blühen angeschickt haben.

Auch die von Goebel (2, pag. 430) citierte Beobachtung, wonach in allmählich sich entwickelnden Blütenständen (von Boragineen u. a.) die jüngeren Knospen häufig verkümmern, weil die indessen reifenden Früchte der älteren Blüten die Baustoffe für sich fortnehmen, ist ein Beispiel dafür, dafs es bei der Blütenbildung eben ganz wesentlich auf Baustoffe ankommt. Denn in Sachs' Sinne müfsten frucht- oder samenbildende und blütenbildende Stoffe ja notwendig verschiedener Art sein, der Verbrauch der ersteren könnte die Blütenbildung gar nicht beeinflussen.

Vielleicht verdient an dieser Stelle auch die Tatsache Erwähnung, dafs Zweige des Kirschbaumes, die von Exoascus befallen sind, reichlich und viel früher als die gesunden Zweige Blätter, aber keine Blüten entfalten, zur Zeit, wo die gesunden in voller Blüte stehen, ihre Blätter aber noch weit zurück sind.[1]) Dafs der Pilz insbesondere die „blütenbildenden“, nicht aber die „blattbildenden“ Stoffe verbrauche, ist kaum anzunehmen; dafs er ein rasches Verschwinden der Kohlenhydrate bewirke, weil auch die Pilze, und zwar sehr ausgiebig atmen, und dafs dadurch die in den Zweigen verfügbare Menge an Baustoffen zugunsten der Blatt-, zuungunsten der Blütenbildung verschoben werde, ist zum mindesten weit weniger unwahrscheinlich.

Sachs' Meinung, dafs die blütenbildenden Stoffe in den Blättern erzeugt werden, wird man selbstredend dann am wenigsten bestreiten, wenn man, wie ich, eben die Kohlenhydrate als blütenbildene Stoffe ansieht. Die Hypothese aber, dafs für alle einzelnen Organe der Blüte die Formstoffe in den Blättern fertig gebildet und in den Leitungsbahnen an den richtigen Ort befördert würden, ist doch wohl etwas gewagt und zudem überflüssig. Auf starken Widerspruch ist Sachs' Hypothese gestofsen, wonach Mifsbildungen, die im Ersatz eines Organes durch ein anderes bestehen (Petala an Stelle von Antheren, Laubblätter an Stelle von Sexualorganen etc.) dadurch zu erklären sein sollten, dafs die spezifischen Bildungsstoffe sich auf ihrem weiten Wege verirrt hätten und an die unrichtige Stelle gelangt wären; und weiter, dafs abnorme Vermehrung bestimmter Organe auf einen Überschufs an jener besonderen Substanz zurückzuführen wären. Der hiergegen erhobene Widerspruch scheint mir durchaus berechtigt. Was würde wohl ein Zoologe sagen, wenn man ihm zumutete, einen zweiköpfigen Embryo als durch Überreichtum des mütterlichen Organismus an „kopfbildender Substanz“ verursacht anzusehen? — Schon die Annahme einer Entstehung in den Blättern hat ihre Bedenken. Unter solcher Voraussetzung müfste es recht wunderbar erscheinen, dafs jene Abirrungen vom Wege nicht noch viel häufiger vorkommen; auch wäre es schwer einzusehen, warum nicht jedes normale Blatt durch geeignete Unterbrechung seiner Leitungsbahnen sollte veranlafst werden können, einige Blüten zu treiben? Denn dafs die Blätter die Baustoffe für die Blüten liefern, ist ja doch über allen Zweifel erhaben. Für die Formstoffe haben wir aber keinen Anlafs anzu-

1) Vgl. die schönen Abbildungen bei Tubeuf, pag. 181 und 182.

nehmen, dafs sie zu irgend welcher Zeit sich anderswo befänden als in den Vegetationspunkten bzw. überhaupt im Meristem.[1])

Meine Auffassung möchte ich an einem Beispiel erläutern, das an sich nichts neues bringt, da wohl jeder Fachgenosse schon ähnliche Beobachtungen gemacht hat:

In den Gärten von Heidelberg sieht man eine Anzahl z. T. recht stattlicher Exemplare von Paulownia imperialis. Der Baum entwickelt bekanntlich seine Blütenknospen, frei am Ende der Zweige, bereits im Herbst, die Blüten öffnen sich im Mai des folgenden Jahres. Infolge der überaus strengen Kälte, die zu anfang des Jahres 1895 geherrscht hatte, waren an sämtlichen Bäumen die Blütenknospen erfroren, man sah im Mai auch nicht eine Blüte; die Laubblätter kamen normal zur Entwicklung. Im Jahre darauf, 1896, blühten die Bäume in verschwenderischer Pracht. Wieder ein Jahr später, 1897, nach einem ganz milden Winter (ein Erfrieren war ausgeschlossen) waren die meisten ganz blütenleer, andere hatten einige wenige Blüten hervorgebracht. Der Mai 1898 brachte eine durchschnittliche Blütenzahl.

Wollte man diese Erscheinungen nach Sachs' Theorie erklären, so müfste man doch gewifs zunächst annehmen, dafs mit den im Herbst 1894 angelegten Blütenknospen auch die blütenbildenden Stoffe durch den Frost vernichtet worden seien; denn dafs dieselben aus den erfrorenen Triebspitzen in den Stamm zurückgewandert seien, ist doch gar zu unwahrscheinlich. Die gewaltigen Unterschiede in der Blütenzahl der Jahre 1896 und 1897 wären dann nur verständlich durch die Annahme, dafs im je vorhergehenden Sommer einmal abnorm viele, darauf abnorm wenige blütenbildende Stoffe erzeugt worden wären; zu einer solchen Annahme liegt indessen gar kein Grund vor, da die Witterungsverhältnisse der beiden Sommer durchaus nicht wesentlich verschieden waren.

Da ist doch wohl folgende Erklärung wahrscheinlicher: Im Jahre 1895 konnten die Bäume die ganze Summe an Baustoffen, insbesondere an Kohlenhydraten, sparen, welche die Entfaltung der Blüten und die Reifung der Früchte in Anspruch genommen haben würde. Durch diese Ersparnis und den neuen Gewinn an Assimilaten besafsen sie im Herbst 1895 einen beträchtlichen Überschufs, der die Anlegung einer abnorm grofsen Zahl von Blüten veranlafste. Diese Blüten gingen im Mai 1896 auf, reiften eine entsprechende Menge von

1) Formstoffe für die verschiedenen Zell- und Zellwandformen würden wir z. B. auch im Kambium anzunehmen haben.

Früchten, dabei wurde aber der Vorrat an Assimilaten derart erschöpft, dafs zu Ende der Vegetationsperiode die Schwelle der Blütenbildung teils überhaupt nicht erreicht, teils nur wenig überschritten wurde. Erst im Sommer 1897 konnten die Bäume durch weitere Assimilationstätigkeit sich wieder so weit erholen, dafs sie nun, für das Jahr 1898, eine normale Blütenzahl anlegen konnten. — Ich möchte meinen, gegen diese letzten Sätze könnte man nur den Einwand erheben, dafs sie eigentlich zu selbstverständlich seien, um gedruckt zu werden.

Aus Möbius (a. a. O. pag. 125) citiere ich einige Beispiele, welche dieser als „günstige Folgen des Nährstoffmangels“ hinstellt: „Gipfel der Esche (Fraxinus excelsior), die von Hornissen stark beschädigt, d. h. ihrer Rinde in Form eines Ringes beraubt sind, blühen und tragen besonders gerne Samen. An einer jungen Ulme (Ulmus campestris) war ein Ast mit einem Draht umwickelt und dieser hatte den dicker gewordenen Ast eingeschnürt: dadurch blühte diese Ulme vor der Zeit und zwar lediglich an dem eingeschnürten Ast. Das Umschnüren mit Draht ist demgemäfs auch ein in der Obstbaumzucht angewandtes Mittel, um den Blütenansatz zu erhöhen.“ — Sollten sich solche Fälle nicht besser als durch „Nährstoffmangel“ damit erklären lassen, dafs infolge der eingetretenen Stauung die geringelten oder umschnürten Zweige ihre Assimilate nicht oder doch nur in beschränktem Mafse in Stamm und Wurzel abführen können, dafs sie dieselben folglich für sich behalten müssen und darum reichlicher blühen als ohne jenen Eingriff? Nährstoffmangel schlechthin ist es schwerlich, wahrscheinlicher das Überwiegen der Assimilate über die Bodenernährung.

Gegen meine Auffassung könnte man nun aber eines einwenden: Wie Brown und Escombe (1) gezeigt haben, hat gesteigerter Kohlensäuregehalt der umgebenden Luft zwar eine bedeutende Steigerung der Assimilation und Anhäufung von Assimilaten, aber auch eine ausgesprochene Verminderung der Neigung, Blüten anzusetzen, zur Folge. Indessen scheinen mir doch die dort beschriebenen Versuche noch etwas einseitig, nicht im tadelnden Sinne des Wortes, aber doch in der Art, dafs ich sie noch recht oftmaliger Wiederholung unter möglichst wechselnden Bedingungen für bedürftig erachte. Der abnorm hohe Kohlensäuregehalt, mit welchem die Genannten arbeiteten, dürfte pathologische Objekte erzeugt haben, aus welchen sich Schlüsse gegen meine Theorie nicht ohne weiteres ableiten lassen. Dafs die Verwertung der Assimilate unter den angedeuteten Ver-

hältnissen nicht mehr in normaler Weise vonstatten geht, zeigt z. B. die Beobachtung von Farmer und Chandler (1), wonach die Ausbildung des Xylems an den Versuchspflanzen merklich schwächer war als sonst, trotz des erhöhten Gehaltes an Kohlenhydraten.

Hier möchte ich etwas aus meinen eigenen Versuchen anführen: Von je zwei gleich entwickelten Topfexemplaren von Iberis umbellata und von Erodium cicutarium, die soeben ihre ersten Blüten geöffnet hatten, wurde eines dicht hinter einem hellen, nach Südwest gerichteten Fenster aufgestellt, unter einer Glasglocke, deren Innenraum durch reichliche Mengen von Ätzkalilösung kohlensäurefrei erhalten wurde; das zweite Exemplar wurde in die Dunkelkammer gestellt. Der Vergleich zeigte, dafs die entsprechenden Versuchspflanzen hinsichtlich des Zurückgehens der Blütenbildung (Verkümmerung der vorhandenen Anlagen) sich vollkommen gleich verhielten, woraus zu entnehmen ist, dafs die Wirkung des Lichtes auf den Blütenansatz kaum anderer Art sein kann, als auf dem Wege über die Kohlenstoffassimilation. Eine Pflanze von Iberis umbellata hingegen, die ich unter einer Glasglocke im hellen Licht reichlich mit Kohlensäure versah (in unbestimmten Mengen durch Einwerfen von Marmorstückchen in ein Säure enthaltendes Gefäfs, das mit unter dem gleichen Rezipienten stand), stellte die Blütenbildung keineswegs ein, vielmehr entwickelte sie besonders grofse und lebhaft gefärbte Blüten, das Übermafs an Kohlensäure wirkte sichtlich günstig.

Auch ein paar Versuche, die ich mittels der bekannten doppelwandigen Glasglocken anstellte, bestätigten meine Anschauung, dafs die reichlichere Blütenbildung mit der ausgiebigeren Assimilation Hand in Hand gehe. Von zwei Exemplaren z. B. der Iberis umbellata, bald nach Öffnung der ersten Blüten hinter Kaliumbichromat bzw. Kupferoxydammoniak gebracht, blühte die Pflanze im gelben Licht entschieden reicher als die im blauen, ein Zurückgehen der Blütenbildung war bei beiden zu beobachten, da sie ja beide nicht mehr das volle Licht wie vorher bekamen.

Die Annahme von Sachs (2), dafs die ultravioletten Strahlen besonders die Blütenbildung bedingen, bzw. zur Erzeugung der blütenbildenden Stoffe unentbehrlich sein sollten, beruhte auf einem Versuchsfehler, wie im Jahre 1900 Klebs nachgewiesen hat. Die von Sachs benutzte Lösung von Chininsulfat trübt sich im Lichte sehr bald und ruft infolgedessen eine allgemeine Abschwächung des Lichtes hervor, die naturgemäfs die Blütenbildung beeinträchtigt. Klebs erneuerte seine Chininlösung sehr häufig und fand, dafs sie

dann nicht anders auf Blütenansatz und Blütenentwicklung wirkte wie klares Wasser. Letzteren Punkt erwähne ich besonders darum, weil Loew in seiner jüngsten Veröffentlichung denselben übersehen zu haben scheint.

Ohne besonders prioritätshungrig zu sein, möchte ich darauf hinweisen, dafs ich schon in meiner ungedruckt gebliebenen Antrittsvorlesung (Dezember 1898) sowie ein Jahr später in einem Vortrag vor der „Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde" (gedruckt im Jahrgang 1899 der Sitzungsberichte) mich dahin ausgesprochen habe, „dafs die ausgiebigere Kohlenstoffassimilation dasjenige Moment ist, das in erster Linie die Blütenbildung begünstigt."

Citierte Literatur.

Brown, H., und Escombe, F. (1), The influence of varying amounts of carbon dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. Proceedings Roy. Society 70. B., 1902, pag. 397.

Farmer, J. B., und Chandler, S. E. (1), On the influence of an excess of carbon dioxide in the air of the form and internal structure of plants. Proc. R. Soc. 70. B., 1902, pag. 413.

Goebel, K. (1), Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

— — (2), Über Regeneration im Pflanzenreiche. Biolog. Centralbl. 22. B., 1902, pag. 385 ff.

— — (3), Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Ebenda, 24. B., 1904, pag. 673 ff.

Klebs, G. (1), Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. Ber. d. D. bot. Ges. 18. B., 1900, pag. (201).

— — (2), Über Probleme der Entwicklung. Biolog. Centrlbl. 24. B., 1904, pag. 257 ff.

Loew, O. (1), Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe. Flora 94. B., 1905, pag. 124.

Malkoff, K. (1), Eine Bakterienkrankheit auf Sesamum orientale in Bulgarien. Centrlbl. f. Bakteriologie II. Abt. 11. B., 1904, pag. 333.

Möbius, M. (1), Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.

Sachs, J. (1), Stoff und Form der Pflanzenorgane; I. Arb. d. Botan. Instituts in Würzburg 2. B., 1882, pag. 452; II. ebenda pag. 689. Gesamm. Abhandl. 2. B. pag. 1159 und 1200.

— — (2), Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. Arb. d. Botan. Instituts in Würzburg 3. B., 1887, pag. 372; Gesamm. Abhandl. 1. B. pag. 293.

Tubeuf, K. Freiherr von (1), Pflanzenkrankheiten, durch kryptogame Parasiten veranlafst. Berlin 1895.

Uloth, W. (1), Beiträge zur Flora der Laubmoose und Flechten in Kurhessen. Flora 44. (d. neuen Reihe 19.) B., 1861, pag. 145 ff. und 565 ff.

Vöchting, H. (1), Über den Einflufs des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 25. B., 1893.

— — (2), Über die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose des Helianthus tuberosus und Helianthus annuus. Sitzungsber. d. Kgl. pr. Akademie d. Wiss. zu Berlin, physikal.-mathemat. Klasse, 12. Juli 1894.

Wollny, E. (1), Über die Beziehungen der Blüten- zur Knollenbildung bei der Kartoffelpflanze, in Wollnys Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. 10. B., 1888, pag. 214.

Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen.

Nach einer Arbeit von A. Forel über die von mir im Amazonas-Gebiet gesammelten Ameisen.

Von E. Ule.

Bei biologischen Beobachtungen haben gerade in neuerer Zeit die Wechselbeziehungen zwischen Tieren und Pflanzen uns mit den interessantesten Erscheinungen bekannt gemacht. Um sie vollständig aufzuklären ist es jedoch nötig, dafs der Botaniker auch den in Betracht kommenden Tieren einige Aufmerksamkeit widmet und Verständnis für dieselben zu erlangen sucht. In diesem Sinne ist es wohl von Wichtigkeit, die vorliegende Arbeit: A. Forel, In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonas-Gebiet und aus Peru (Zoolog. Jahrb. Bd. XX Heft 6) auch für den Botaniker zugängig zu machen, um so mehr als die Kenntnis der Ameisen uns erst volle Aufklärung über ihre Bedeutung für die Ameisenpflanzen verschaffen kann.

Die zu dem Zwecke auf einer Amazonas-Expedition 1900—1903 von mir aufs sorgfältigste angelegte Sammlung bestand aus etwa 40 Reagenzgläsern mit Ameisen, welche 28 Spezies mit 3 besonderen Subspezies auf über 30 Ameisenpflanzen enthielt. Herr Prof. A. Forel, welcher heute der beste Kenner der Ameisen ist, hatte nun die Güte die von mir gesammelten Ameisen zu bestimmen und zu beschreiben, weshalb ich ihm hier meinen besonderen Dank ausspreche.

Die Aufzählung der Ameisen lasse ich zur besseren Übersicht für den Botaniker nach den von ihnen bewohnten Pflanzen folgen. Diese Pflanzenameisen verteilen sich auf drei verschiedene Unterfamilien, deren Gattungen nebst Anzahl der Arten zuerst hier angeführt seien.

I. Myrmicinae.

Cryptocerus 1, Allomerus 1, Solenopsis 1, Pheidole 1 nebst Subspezies 1, Crematogaster 3 nebst Subspecies 1, Pseudomyrma 6.

II. Dolichoderinae.

Azteca 10 nebst Subspecies 1.

III. Camponotinae

Myrmelachista 2, Prenolepis 1, Camponotus 2.

Araceae.

Anthurium gracile Engl. n. sp. mit *Crematogaster limata Smith.*

Diese Ameise lebt in dem von den Luftwurzeln gebildeten Nest. Anfangs wurde *Anthurium gracile* von mir mit zu den Ameisenepiphyten gezählt, ist aber später wieder ausgeschieden worden, weil sie nicht mit den übrigen Pflanzen eines Blumengartens zusammenwächst und es sich nicht feststellen läfst, ob die Samen wirklich von den Ameisen verschleppt werden. Merkwürdigerweise sagt auch Bates von dieser Ameise, dafs sie in durchbohrten, drüsenartigen Anschwellungen der hängenden Luftwurzeln einer Schmarotzerpflanze niste. Vielleicht ist in dieser Angabe nur die Auffassung eines Zoologen enthalten, und stimmt das wirkliche Verhalten der Beobachtung mit der meinigen überein.

Bromeliaceae.

Tillandsia n. sp. 5734 mit *Crematogaster limata Smith* r. *parabiotica* n. subsp.

Tillandsia (Pseudocatopsis) n. sp. 6602 mit *Solenopsis cordicalis Forel* r. *amazonensis* n. subsp.

Tillandsia paraensis Mez mit *Prenolepis fulva Mayr.*

Die durch das Zusammenschliefsen der Blattscheiden und Blätter gebildeten Hohlräume dieser Bromeliaceen werden ständig von Ameisen bewohnt, jedoch eine besondere Anpassung scheint nicht stattzufinden, weil sie auch anderwärts vorkommen; namentlich nistet *Prenolepis fulva* nach A. Forel in allen möglichen faulen Stämmen, unter Blättern, Blattscheiden, Rinde etc.

Moraceae.

Coussapoa sp. 5717 mit *Pseudomyrma ulei Forel* n. sp. und *Azteca coussapoae Forel* n. sp.

Pourouma sp. 5719 mit *Azteca duroiae Forel* n. sp.

Cecropia sciodaphylla Mart mit *Azteca emmeryi Forel* n. sp.

Cecropia sp. 5587 mit *Azteca alfari Emmery* var. *aequilata* n. v. und mit *Cremastogaster stolii Forel* var. *amazonensis* n. var.

Cecropia sp. 5588 mit *Azteca minor Forel* n. sp.[1])

Cecropia sp. 6845 mit *Camponotus ulei Forel* n. sp.

Während die *Cecropia*-Arten den Ameisen in den hohlen Internodien Wohnräume bieten und aufserdem durch die über dem Blatt befindliche Rinne mit Grübchen, das stets durchbohrt wird, und durch die eiweifshaltigen Körperchen auf den Blattkissen ihnen besonders günstige Einrichtungen besitzen, fehlen solche bei *Coussapoa* und *Pourouma*. Bei diesen Bäumen wird die Rinde von den Ameisen durchbohrt und das lockere Mark weiter ausgehöhlt. Zu beachten ist, dafs die verschiedenen *Crecropia*-Arten auch verschiedene Ameisenarten bergen und dafs auch die für das überschwemmungsfreie Land eigentümliche *Cecropia sciodaphylla* als bewohnte Pflanze nicht ausgenommen ist.

Eine im Gebirge vorkommende *Cecropia* wird von *Camponotus ulei* bewohnt und aufserdem ist in dieser Moracee noch eine gröfsere Ameise bekannt, deren Stich sehr gefürchtet wird, die ich aber leider nicht gesammelt habe. Die zugleich in *Pourouma* sp. und *Duroia hirsutu K. Sch.* lebende *Azteca duroiae Forel* ist vielleicht eine noch nicht so angepafste Form. Sonst sind die Ameisen der Moraceen meist sehr ausgebildete und angepafste Arten.

Polygonaceae.

Triplaris Schomburgkiana Bth. mit *Pseudomyrma dendroica Forel* var. *emarginata* n. var.

Triplaris surinamensis Cham. mit *Pseudomyrma triplaridis Forel* n. sp.

Diese zwei Ameisen gehören zu einer bestimmten Gruppe von *Pseudomyrma*-Arten, welche symbiotisch in den natürlichen Markhöhlen von *Triplaris* leben. Besonders dicht bevölkert von Ameisen sind die jüngeren Zweige, welche meist über der Ansatzstelle des Blattes durchbohrt sind, doch auch die Äste und der Stamm bis auf den Boden werden von ihnen bewohnt. Am Stamm sind immer einige Löcher als Zugänge zum Innern erhalten und am Boden wird bei *Triplaris Schomburgkiana* in einem Umkreis von einigen Metern alle andere aufwachsende Vegetation zerstört, so dafs man an diesen freien Stellen die Ameisenbäume im Walde leicht erkennt. Wer unbe-

---

1) Es ist diese Art zu gleicher Zeit mit Azteca alfari Emmery var. aequilata n. v. auf zwei recht verschiedenen Cecropia-Arten gesammelt worden; da aber die A. alfari schon vorher allein auf Cecropia 5587 gefunden wurde, ist wohl anzunehmen, dafs A. minor nur zu Cecropia 5588 gehört.



dachtsam an einen Stamm von *Triplaris* greift, wird sogleich von wütend herzustürzenden Ameisen heftig gebissen. Von den Einwohnern werden diese Ameisen Tachi und die *Triplaris*-Bäume Tachiceiro genannt. Nun unterscheidet man einen schwarzen Tachiceiro, *Triplaris Schomburgkiana,* mit dunkler Rinde und einen weifsen Tachiceiro, *Triplaris surinamensis,* mit heller Rinde; dem entsprechend sind auch die *Pseudomyrma*-Ameisen von heller oder dunkler Färbung.

Leguminosae.

Tachigalia formicarum Harms. n. sp. mit *Pseudomyrma latinoda Mayr.* r. *tachigaliae* n. subsp.

Tachigalia sp. mit *Azteca tachigaliae Forel* n. sp.

Swartzia sp. mit *Azteca longiceps Emmery* var. *juruensis* n. var.

Pterocarpus Ulei Harms n. sp. mit *Pseudomyrma sericea Mayr.*

Platymiscium stipulare Bth. mit *Pseudomyrma sericea Mayr.* var. *longior* n. var.

Platymiscium Ulei Harms n. sp. mit *Cryptocerus complanatus Guérin* r. *ramiphilus* n. subsp.

Auf den Vertretern dieser Familie, die meist baumartig werden, kommen verschiedene zum Teil sehr angepafste Ameisen vor, von denen besonders die in den blasenförmigen Blattstielen der grofsen Fiederblätter von *Tachigalia formicarum,* als Tachiceiro der Terra firme bekannt, zu erwähnen ist. Die Ameisen auf den anderen Gattungen der Leguminosen durchbohren die Zweige und Äste und wohnen im Innern derselben. Sehr derbe und weite Löcher werden von *Cryptocerus complanatus* an den Zweigen von *Platimiscium Ulei* ausgenagt, eine Ameise die durch ihren grofsen Kopf und plumpen Bau sehr von den übrigen Pflanzen bewohnenden abweicht.

Euphorbiaceae.

Sapium eglandulosum Ule n. sp. und *S. tapuru Ule* n. sp. mit *Pseudomyrma caroli Forel* var. *sapii* n. var.

Merkwürdigerweise durchbohrt diese typische Pflanzenameise die jüngeren Zweige an einer verkorkten Stelle über der Ansatzstelle der Blätter und bewohnt die Kronen dieses Kautschukbaumes. Obgleich die *Sapium*-Bäume nur zuweilen und nicht wie bei *Triplaris* und *Tachigalia* ständig von *Pseudomyrma* besetzt sind scheint ein solches Zusammenleben doch sehr verbreitet zu sein, da es auch von Dr. Weberbauer in Peru beobachtet worden ist.

Melastomataceae.

Pterocladon Sprucei Hook. mit *Myrmelachista ulei Forel* n. sp.
Tococa setifera Pilger n. sp. mit *Allomerus octoarticulatus Mayr.*
Tococa Ulei Pilger n. sp. mit *Pheidole minutula Mayr.*
Tococa bullifera Mart et Schr. mit *Azteca traili Emery.*
Tococa guianensis Aubl. mit *Azteca traili Em.* v. *tococae* n. v.
Maieta Poeppigii Mart und *M. guianensis Aubl.* mit *Pheidole minuta Mayr.* r. *folicola* n. subsp.
Maieta juruensis Pilger n. sp. und *M. tococoidea Cogn.* mit *Crematogaster laevis Mayr.*

Die zahlreichen Ameisenpflanzen aus der Familie der Melastomataceen werden von recht verschiedenen Ameisen bewohnt, welche zum Teil noch auf einer niederen Stufe der Anpassung stehen. Bei *Pterocladon Sprucei* leben die Ameisen in den angeschwollenen Internodien der Zweigenden, und bei den anderen Melastomataceen in sackartigen oder blasenförmigen Schläuchen am unteren oder oberen Ende des Blattstieles.

Boraginaceae.

Cordia nodosa Lam. mit *Azteca ulei* v. *cordiae* n. v.
Cordia nodosa Lam., v. *vel. aff.* mit *Azteca ulei* r. *nigricornis* n. subsp.
Cordia n. sp. mit *Pseudomyrma sericea Mayr* var. *cordiae* n. var.

Die ihrem Aufenthalt recht angepafsten Ameisen findet man bei *Cordia nodosa* in den meist blasenartigen Anschwellungen der unterhalb des Scheinwirtels stets stark verdickten Achse, die nach einer Seite hin ausgebildet sind und in einen Blattstiel übergehen. Bei der anderen *Cordia* in Peru mit Pseudomyrma sind wie bei *C. Gerascanthus Jacq.* die zentralen Achsen der Scheinwirtel angeschwollen, hohl und symmetrisch.

Rubiaceae.

Duroia hirsuta K. Sch. mit *Myrmelachista nigella Roger* und in einer anderen Gegend mit *Azteca duroiae* n. sp.
Duroia saccifera Spruce mit *Allomerus octoarticulatus Mayr.* var. *septemarticulatus Mayr.*

Duroia hirsuta bildet hohle Anschwellungen in der Mitte junger Endzweige, und bei Duroia saccifera sind es zwei sackartige Schläuche an der Basis der Blattspreite, die von den Ameisen besetzt werden. Die Ameisen sind vielleicht weniger angepafste Formen, doch scheinen sie den betreffenden Pflanzen eigentümlich zu sein, da sie nahezu

mit den von Prof. Schumann in Herbarexemplaren gefundenen, die Prof. Emmery bestimmt hatte, übereinstimmen. K. Schumann Pringsheims Jahrb. Bd. XIX 1888.

Alle diese hier angeführten Ameisenpflanzen werden meist von bestimmten Ameisenarten bewohnt. Zuweilen kommen mehrere Arten in einer Pflanzenart vor, dann aber meist in verschiedenen Individuen, und nur zweimal wurde der Fall beobachtet, dafs zwei verschiedene Ameisen auf ein und demselben Baume lebten. Einmal wurde auf einer *Coussapoa*, die als Baumwürger die Krone einer Lauracee überwuchert hatte, *Pseudomyrma ulei* und *Azteca coussapoae* gefunden und ein anderes Mal hatte an dem Stamm einer *Cecropia,* die von *Azteca alfari Emmery* var. *aequilata* n. v. bewohnt war, *Cremastogaster stollii Forel* var. *amazonensis* n. var. ihre Kartongänge angelegt, die jedoch keine eigentliche Pflanzenameise ist. In ein Gläschen mit *Allomerus octoarticulatus* waren einzelne Exemplare von *Pseudomyrma* der Triplaris gekommen, wie ich es auch notiert hatte, ein Beweis für lestobiotische Sitten, wie Forel vermutet, ist daher nicht erwiesen.

Am beständigsten und von den ausgebildetsten Ameisenarten werden diejenigen Pflanzen bewohnt, welche die kompliziertesten und geräumigsten Hohlräume besitzen, wie z. B. *Cecropia*, *Triplaris, Tachigalia* und *Cordia.* Die am meisten angepafsten Ameisen sind in den Gattungen *Azteca* und *Pseudomyrma* zu suchen, von denen A. Forel sagt: „Wie die *Eciton*-Arten die Räuber des Urwaldbodens und die *Atta*-Arten die Laubzerstörer des neotropischen Urwaldes sind, so sind die *Azteca* mit den *Pseudomyrma* so recht die Beherrscher der Bäume. Ich kenne keine einzige in der Erde wohnende *Azteca* (und nur eine *Pseudomyrma*, die *P. elegans Sm.*). Aber wie mannigfaltig gestaltet sich dafür das Baumleben dieser kleinen Affen unter den Ameisen, die da überall klettern und schlüpfen etc.“

Blumengärten der Ameisen.

Es ist von mir festgestellt worden, dafs Ameisen die Samen bestimmter Pflanzen auf Bäume und Sträucher, in Ritzen und Zweiggabelungen oder in angelegte Erdnester verschleppen und dann durch Hinzutragen von mehr und mehr Erde deren Wachstum befördern und so eine Vergröfserung und Befestigung ihrer Baue erreichen.[1])

1) Die Blumengärten der Ameisen sind keineswegs nur auf das Überschwemmungsgebiet beschränkt, sondern kommen auch ebenso häufig im überschwemmungsfreiem Gebiete und selbst im Gebirge vor.

Aufserdem bieten die üppig gedeihenden Pflanzen Schutz vor den sengenden Strahlen der Tropensonne und vor den oft heftigen Regengüssen. Diese Ameisennester sind nach Vorschlag auf der Naturforscherversammlung zu Breslau 1904 in Analogie mit den Pilzgärten „Blumengärten der Ameisen" genannt worden.[1]) Es gibt zwei Arten von Gärten, nämlich solche mit einer gröfseren Ameise und solche mit einer kleineren.

Die Blumengärten mit der gröfseren Ameise *Camponotus femoratus* (*Fab.*) sind bewachsen von *Philodendron myrmecophilum Engl.* n. sp., *Anthurium scolopendrinum Kunth.* var. *Poiteauanum Engl.*, *Streptocalyx angustifolius Mez, Aechmea spicata Mart., Peperomia nematostachya Link*, *Codonanthe Uleana Fritsch* n. sp. und *Phyllocactus phyllanthus Link.*

Die Blumengärten mit der kleineren Ameise werden bewohnt von drei *Azteca*-Arten, nämlich *A. traili Emmery* mit v. *filicis* n. v., *A. olitrix Forel* n. sp. und *A. ulei Forel* n. sp. Die von diesen gezüchteten Pflanzen sind *Philodendron myrmecophilum Engl.* n. sp., *Nidularium myrmecophilum Ule* n. sp., *Ficus myrmecophila Warb.* n. sp., *Marckea formicarum Damm.* n. sp., *Ectozoma Ulei Damm.* n. sp., *Codonanthe formicarum Fritsch* n. sp., zwei noch unbestimmte Gesneriaceen und ein einmal im Gebirge gefundenes merkwürdiges Polypodium, das Knollen bildet.

Sonderbarerweise scheinen einige dieser Ameisen mit solchen, die in Ameisenpflanzen leben, teils übereinzustimmen, teils nahe verwandt zu sein; es ist vielleicht deshalb anzunehmen, dafs sie sich aus diesen entwickelt haben.

In wie weit die verschiedenen *Azteca*-Arten, welche die kunstvolleren Blumengärten anlegen, in ihren Kulturen voneinander abweichen, liefs sich noch nicht ermitteln; doch ist *Marckea formicarum* immer mit *Azteca traili* und das knollentragende *Polypodium* mit *A. traili* v. *filicis* gefunden worden. Eingehendere Behandlung der Ameisenpflanzen vom Amazonenstrome behalte ich mir vor in einer ausführlicheren Arbeit zu bringen.

1) Blumengärten der Ameisen am Amazonenstrome von E. Ule. Vegetationsbilder von Karsten und Schenck, dritte Reihe Heft 1.

Literatur.

Joh. Reinke, Philosophie der Botanik. Natur- und kulturphilosophische Bibliothek Bd. I. Leipzig 1905. Ambrosius Barth. 201 Seiten.

Dieses kleine, leicht und anregend geschriebene Buch des als Botaniker und spekulativer Naturphilosoph bekannten Verfassers „versucht allgemeine Gedanken aus der Botanik der Gegenwart zu erörtern“ und soll zu der „Einleitung in die theoretische Biologie“ im Verhältnis gegenseitiger Ergänzung stehen.

Das erste Kapitel behandelt die „Aufgaben“: „Eine heutigentages erscheinende Philosophie der Botanik hat im wesentlichen kritische (!) Aufgaben. In erster Linie wird sie Prinzipienlehre sein; sie wird die in der Wissenschaft herrschenden Voraussetzungen und die angewendeten Erklärungsmittel, wie die hierfür verfügbaren Symbole zum Gegenstand der Untersuchung machen“ (pag. 1). — „Aufgabe der Naturwissenschaft ist die Erkenntnis der Beziehungen zwischen den Naturkörpern und den Kräften“ (pag. 2); „der Naturphilosophie ist ganz allgemein die Aufgabe gestellt, die Erfahrungen der Naturforschung durch Denken zu verknüpfen und zu erweitern“ (pag. 3). Der Verf. bekennt sich zu der Ansicht, dafs der Verstand eine Anpassung und das Bewufstsein (die „bewufsten Empfindungen“ und die „menschliche Geistestätigkeit“) ein Problem des Lebens sei (pag. 5 und 8), und zur „dynamischen Naturauffassung“ (pag. 7).

Die drei folgenden Kapitel behandeln die methodologischen Grundfragen der Biologie: „Tatsachen und Hypothesen“, „Kausalität und Finalität“, „die Kräfte“ (pag. 11—57). In diesen Abschnitten entscheidet sich natürlich das Verhältnis des Verf. zu den beiden Gegensätzen Vitalismus und Mechanismus. Ich möchte gleich hier hervorheben, warum ich der Kritik Reinkes bezüglich des „Mechanismus“ nicht beistimmen kann. Man mufs drei Richtungen des „Mechanismus“ unterscheiden, den dogmatisch-metaphysischen, der als Postulat einer mechanischen Weltanschauung auftritt, den dogmatisch-empirischen, der aus dem Nachweise physikalisch-chemischer Vorgänge am Organismus den hypothetisch-induktiven Schlufs eines durchgängig mechanischen Geschehens zieht, und endlich den methodologischen oder erkenntnistheoretischen Mechanismus, der auf Grund einer Kritik der Möglichkeit einer wissenschaftlichen, d. h. objektiv gültigen Erfahrung überhaupt einen prinzipiellen Gegensatz zum Vitalismus gewinnt:

Der dogmatisch-metaphysische Mechanismus ist ein Postulat des Materialismus und fällt mit diesem; der dogmatisch-empirische Mechanismus ist ohne Aufwand von Beweisen einfach dadurch widerlegt — d. h. als biologischer Grundsatz, nicht als heuristische Methode —, dafs kein verallgemeinernder Induktionsschlufs Notwendigkeit hat, also nicht anerkannt zu werden braucht.

Solche Auffassungen zu widerlegen also ist nicht schwierig, und was übrig bleibt, der „heuristische Mechanismus“, den erkennt auch Reinke an (z. B. pag. 8). Denn es ist durchaus kein Widerspruch Vitalist zu sein und den „heuristischen Mechanismus“ anzuerkennen; denn in dieser Form hat der letztere keinen anderen Wert als den einer bequemen Arbeitsmethode und durchaus nicht das Vermögen in sich, die teleologische Grundauffassung irgendwie zu tangieren, ja er wäre sogar ohnmächtig gegen die willkürlichsten Spekulationen. Wer nur den „heuri-

stischen Wert" des Mechanismus gegen den Vitalismus hervorhebt, übersieht, daſs der Mechanismus sich in dieser Form sehr wohl mit Teleologie verträgt und gar keine Waffe gegen den Vitalismus enthält.

Gegen den dogmatischen Mechanismus, mag er einen metaphysischen oder empirischen Ausgangspunkt haben, anzukämpfen, ist wie gesagt, ein nicht so groſses Unternehmen, und Reinke hat allerdings in dem vorliegenden Buche nur diesen bekämpft, wobei er freilich insofern im Rechte ist, als der methodologische Mechanismus von Naturforschern nur selten gewürdigt worden ist, obwohl doch nur in dieser Form eine Bekämpfung des Vitalismus überhaupt zu einem Resultat führen kann (vgl. z. B. Lange, Geschichte des Materialismus).

Es muſs immer wieder hervorgehoben werden, daſs der Vitalismus bisher nicht imstande gewesen ist, sich methodologisch zu rechtfertigen. Der Hinweis auf die Unerklärbarkeit vieler Dinge ist billig; wenn er einen Wert haben soll, muſs die Unerkennbarkeit aus dem Wesen des Prozesses wissenschaftlicher Erfahrung verständlich gemacht werden. Mag die Welt ihrem Wesen nach immerhin unerkennbar sein, soweit wir sie zu erkennen vermögen, soweit Erfahrung reicht, ist sie nur möglich im Sinne einer mechanischen Weltauffassung. Denn der Mechanismus, im weitesten, nicht nur biologischen Sinne, ist ein Ausdruck der Bedingungen und der Art des Denkens selbst. Mag die „Welt" im Grunde beschaffen sein, wie sie wolle, als Gegenstand wissenschaftlicher, d. h. objektiv gültiger Erfahrung kann sie nur nach Kausalbeziehungen gedacht, erkannt werden. Jedem steht das Recht zu, sich vom Wesen der Welt, von ihren „transcendenten Prinzipien" ein Bild zu machen wie es ihm behagt; Beweise dafür bringen zu wollen, ist ein erfolgloses Bemühen und die Wissenschaft kann durch persönliche Überzeugungen nur dann bereichert werden, wenn positive Hilfen aus ihnen entspringen, Nutzanwendungen, brauchbare Hypothesen, Voraussetzungen für ausführbare Experimente.

Man hat heute wieder eine besondere Vorliebe für die „Naturphilosophie" gefaſst; wenn sie nichts weiter bringen sollte als neue Systeme und Spekulationen, so dürfte der krasseste Empirismus fruchtbarer sein. Bei der ungeheuren Fülle von Tatsachen, Problemen und Hypothesen, welche die Biologie heute darbietet, ist eine spekulative Naturphilosophie sehr viel entbehrlicher als eine Kritik der Probleme und ihrer Lösungen, besonders der ersteren. Denn die Wissenschaft wird durch falsche Hypothesen, die so häufig dennoch Früchte tragen, bei weitem weniger gehemmt als durch falsche Probleme. In der Art der Fragestellungen offenbart sich das kongeniale Verhältnis des Menschen zur Natur.

Daſs Reinke nicht auf erkenntnistheoretischem Boden seine Philosophie der Botanik entwickelt, geht allein schon aus seiner Definition der Aufgabe der Naturwissenschaft hervor: Erkenntnis der Beziehungen zwischen den Naturkörpern und den Kräften. Wer wie Reinke „Erklärung" als „möglichst vollständige Beschreibung" definiert (pag. 93), müſste doch mit Avenarius, Kirchhoff, Mach, Petzold, Poincaré u. a. den Begriff der Kraft zu allererst erkenntnistheoretisch zu beseitigen suchen. Poincaré z. B. sagt in seinem Buche „Wissenschaft und Hypothese" (Leipzig 1904): „Was die Wissenschaft erreichen kann, sind nicht die Dinge selbst, sondern es sind einzig die Beziehungen zwischen den Dingen; auſserhalb dieser Beziehungen gibt es keine erkennbare Wirklichkeit" (pag. XIII), und von der „Kraft" auf pag. 100: „Wenn man sagt, daſs die Kraft die Ursache einer Bewegung sei, so macht man Metaphysik, und diese Definition

würde, wenn man sich mit ihr begnügte, völlig unfruchtbar sein. Wenn eine Definition zu irgend etwas nützlich sein soll, mufs sie uns lehren die Kraft zu messen; das genügt andererseits; es ist keineswegs nötig, dafs sie uns lehrt was die Kraft an sich ist, noch ob sie die Ursache oder die Wirkung der Bewegung ist".

Im Gegensatze dazu spielt der Kraftbegriff bei Reinke nicht nur eine wichtige, sondern eine ausschlaggebende Rolle. Kraft wird definiert als „alles Wirkende, Wirksame in der Natur; alles, was aktuell und potentiell Änderungen im Bestehenden hervorruft" (pag. 37). Es wird dann eine Unterscheidung getroffen zwischen „energetischen" (also mefsbaren) und „nicht energetischen" (also nicht mefsbaren) Kräften. Die letzteren sind in den Organismen repräsentiert durch drei Gruppen: die „Systemkräfte" (= „Arbeitsdominanten", vgl. pag. 47), die „Dominanten" und die „Seelenkräfte" (!) (pag. 40 f.). Die Systemkräfte und Energien sind „mechanische" Kräfte; die Dominanten (d. s. die „selbstbildenden Kräfte des Organismus", pag. 41) und die „psychischen Kräfte" bilden die „höhere Ordnung" der „transmechanischen oder intelligenten Kräfte" (pag. 56). — In diesen Definitionen und Unterscheidungen liegt das Eigentümliche der Reinke'schen Naturphilosophie. Unter „Dominanten" versteht der Verf. in diesem Buche nur Bildungs- oder Gestaltungskräfte, doch soll ihnen nicht „Bewufstsein zugeschrieben" werden (pag. 84). „Unter Dominanten", heifst es pag. 52, „verstehe ich die Kräfte, die das System einer Pflanze, eines Tieres mit seinen Teilen (Organen) hervorgebracht hat. Ursachlos können diese nicht entstanden sein", und „es scheint mir richtig, im Organismus eine dritte Gruppe von Kräften anzunehmen, die der Intelligenz des Technikers analog wirken, der eine Maschine konstruiert, und diese Kräfte nenne ich Dominanten. Das Wort Dominante ist also ein Symbol (!) für die nicht vorstellbare Ursache der spezifischen Systembedingungen in Tieren und Pflanzen." In dieser letzteren Formulierung der Dominanten als Symbol liegt durchaus nichts, was ein Anhänger des Mechanismus nicht anerkennen könnte; denn es wäre damit eben nur eine Summe unbekannter Gröfsen bezeichnet, ein Problem gestellt. Aber, „wenn eine Definition zu irgend etwas nützlich sein soll, mufs sie uns lehren, die Kraft zu messen!" Doch Reinke bleibt weder seiner Definition getreu — denn er macht eine Hypothese aus ihr, indem er die Dominanten zu transmechanischen, intelligenten (wenn auch bewufstlosen!) Kräften stempelt —, noch gibt er eine Anweisung, diese „Kräfte" zu messen, treibt also nach Poincaré Metaphysik.

Die hiermit in Zusammenhang stehenden prinzipiellen Ansichten Reinkes haben bereits Plate (Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie Bd. 1, 1904) und Kienitz-Gerloff (Biolog. Centralbl. Bd. 25, 1905) eingehend kritisiert.

Eins sei aus den ersten Kapiteln noch hervorgehoben, nämlich die Sätze, welche den Begriff der „finalen Verknüpfung", der Finalität, illustrieren sollen. Es heifst auf pag. 27: „Das Einwandern von Stärke in die heranwachsende Kartoffelknolle ist funktional abhängig von dem Bedarf der Pflanze mit Rücksicht auf ihre Fortdauer in der nächsten Vegetationsperiode; die Bereitung und Einwirkung der Diastase ist abhängig von der Notwendigkeit (!) der Verflüssigung jener Stärke zum Gedeihen der neuen Schöfslinge, wie die Bildung der Blume funktional abhängig ist von den notwendig zu erzeugenden Samenkörnern namentlich bei einjährigen Gewächsen. Hier liegen die Bedingungen des Geschehens zeitlich später als das Geschehen selbst." Mit anderen Worten: a wird bedingt durch das noch

gar nicht existierende b. Deutlicher kann das Wesen der Teleologie nicht ausgesprochen und klarer kann die absolute Unfafsbarkeit solcher teleologischen Postulate seitens der Erfahrungswissenschaft dem Leser nicht gekennzeichnet werden. Das sind Sätze, die weder bewiesen, noch widerlegt, aber auch nicht eingesehen, sondern nur geglaubt werden können. Und in der Tat fordert Reinke das „Recht zu glauben" auch für die Wissenschaft.

In den folgenden Kapiteln werden biologische Fragen von allgemeiner Bedeutung behandelt (Zelle, Wesen und Gestalt der Pflanzen, Anpassung, Abstammungslehre, Herkunft des Lebens, Kap. 5—12). Aus diesen Abschnitten seien nur einige Einzelheiten von allgemeinerem Interesse herausgegriffen.

Mit Recht, wenn auch mit unzureichenden Gründen, weist Reinke die Annahme eines Bewufstseins der Pflanze zurück (Kap. 5). Eine einzige Tatsache, nämlich die „Fähigkeit des bewufsten Empfindens und Vorstellens, des Denkens, Fühlens und Wollens beim Menschen reicht vollständig hin, den Vitalismus im Prinzip zu begründen" (pag. 81). Das ist allerding nicht zu bezweifeln, und der nicht erkenntnistheoretische Mechanismus wird diesen Einwand auch nie beseitigen können, weil erst die erkenntnistheoretische Untersuchung lehren kann, dafs das „Bewufstsein" oder die „Seele" oder dergl. überhaupt kein Problem der Naturwissenschaft, der Biologie ist. Empfindung, Vorstellung, Denken usw., „sind die mechanisch zu erklären? Ist auch nur die Möglichkeit einer mechanischen bzw. energetischen Erklärung derselben einwurfsfrei zu begründen?" fragt Reinke. Nicht im geringsten, nicht nur nicht einwurfsfrei, sondern überhaupt nicht; es wäre ein völlig unsinniges Unternehmen, ja es wäre eine Bemühung um ein Ding, das gar nicht einmal existiert.

„Dennoch werden wir", sagt Reinke auf pag. 83, „das Vorhandensein psychischer Eigenschaften, also einer Seele, bei höheren Tieren nicht in Abrede stellen können. — Ich gebe freilich zu, dafs es schwer, wenn nicht unmöglich ist, die Grenze zu bestimmen, wo die psychischen Kräfte aufhören in der Stufenleiter des Tierreichs." Also ist die Entstehung des Bewufstseins innerhalb der Tierreiche für Reinke ein Problem; und wer ein solches Problem für möglich hält, hat keine Gründe, die Pflanzenseele Fechners abzustreiten. Denn das ist nur auf methodologischer Basis möglich, und wer das Problem der Entstehung des Bewufstseins als solches anerkennt, beweist damit, dafs er eine erkenntnistheoretische Prüfung der Problemstellung nicht für nötig hält. Folglich hat Reinke nur den dogmatischen Mechanismus bekämpft, der längst besiegt war. „Da wir in der Pflanze kein Bewufstsein nachweisen können", beginnt ein Satz auf pag. 86, an den wir wohl die Frage knüpfen dürfen, mit Hilfe welcher Mittel es denn gelingt, etwas derartiges an Tieren oder Mitmenschen „nachzuweisen"?

Auf pag. 88 heifst es, „dafs eine Zurückführung (der Dominanten) auf andere Kräfte in ferner Zukunft nicht auszuschliefsen ist. Solche Kräfte könnten wohl nur Systembedingungen sein. Aber heute vermögen wir in keiner Weise abzusehen, wie Systembedingungen lediglich durch andere Systembedingungen sollten hervorgebracht werden können". Also wäre der Mechanismus theoretisch doch möglich? (Vgl. auch pag. 101.) Auf pag. 39 heifst es: „ist ein Abhängigkeitsverhältnis ein konstantes, so nennen wir es Gesetz", auf pag. 98, dafs jede Art in ihrem spezifischen (Gestaltungs-)Kreislaufe ein „Naturgesetz" repräsentiere, welches aber Ausnahmen zulasse. Was ist nun diese „Sondergesetzlichkeit" (pag. 51) der Organismen, die „nicht unverbrüchlich konstant" ist (pag. 98)? Der Mechanismus

betrachtet die Organismen als komplexe Wirkungen aus komplexen Ursachen, und daraus folgt einerseits, dafs es nur biologische Regeln geben kann, andererseits, dafs die Möglichkeit der Zurückführung dieser Regeln auf die allgemeinen Konstanten des Naturgeschehens, d. h. die Möglichkeit einer mechanischen Erklärung besteht, wodurch nicht ausgeschlossen ist, dafs die Biologie ihrerseits über das Gebiet des Lebens hinausgehende, d. h. allgemein gültige Konstanten auffinden könnte.

„Dafs ein dynamischer Einflufs aller Körperteile — des Mutterorganismus auf die Keimzellen besteht, und dafs dadurch in letzteren das Bildungspotential zustande kommt, ist eine nicht zu bezweifelnde Tatsache" (pag. 106). Diese Tatsache ist eine Hypothese.

Von den Anpassungen (Kap. 8) heifst es, es gäbe sich darin „ein Prinzip der Selbstregulation zu erkennen oder, was auf dasselbe hinauskommt, ein Prinzip der Reizverwertung zum eigenen Vorteil der Pflanze" (pag. 118), und „die Anpassungsfähigkeit ist ein Teil der apriorischen (!) Zweckmäfsigkeit der Pflanze" (pag. 169).

Die Kapitel 9 bis 11 behandeln die Descendenztheorie. Zunächst gibt das Kap. 9 eine Darstellung der tatsächlichen Unterlagen, von denen die Palaeontologie und die Variation genannt werden, während die Embryologie und die wichtigste Grundlage, die vergleichende Anatomie und Organographie, kaum eine Erwähnung finden. Der Verf. bezeichnet die Descendenztheorie mehrfach als ein „Axiom". Versteht man unter einem solchen, wie es in der Erkenntnistheorie üblich ist, einen weder beweis- noch widerlegbaren, schlechthin gültigen Grundsatz des Denkens (dessen Anerkennung nicht in irgend einem Belieben steht), so ist die Descendenztheorie selbstverständlich kein Axiom.

Bei einer Kritik der Abstammungslehre ist es von Bedeutung zu unterscheiden — was Reinke nicht tut — zwischen dem allgemeinen Satze der Descendenz und den hypothetischen Stammbäumen; denn der erstere wird in nichts dadurch berührt, dafs alle Stammbäume spekulativ und nur mehr oder weniger wahrscheinlich sind. Auch wenn alle Stammbäume, die für einzelne Gruppen je entworfen wurden, falsch sein sollten, so bleibt der Descendenzsatz dadurch unerschüttert, weil er nicht ein „Axiom" ist, an das man glauben kann, aber nicht zu glauben braucht, wie Reinke meint, sondern eine notwendige Konsequenz ist aus der vergleichenden Morphologie der Organismen unter Voraussetzung einer Erdgeschichte, deren Annahme durch die Geologie und die Palaeontologie wissenschaftlich begründet ist.

Reinke behauptet, dafs „ein Vergleich der Abstammungslehre mit der Theorie des Kopernikus vom Bau des Sonnensystems unzulässig sei; denn die kopernikanische Theorie stützt sich auf apodiktische Beweise, während die Abstammungslehre nur Induktionsschlüsse aus Indizienbeweisen zu ziehen vermag, die dem subjektiven Gefühl des einen gröfseres, dem des andern geringeres Gewicht zu besitzen scheint" (pag. 129).

Ein Beweis für diese Behauptung fehlt. Zunächst sei Mach als Gewährsmann dafür citiert, dafs es hervorragende Forscher gibt, welche auch die Lehre des Kopernikus dem „subjektiven Gefühl" unterstellen, indem er von dieser Lehre und der, dafs sich die Sonne um die Erde bewege, sagt, sie seien „beide gleich richtig" (Analyse d. Empfdgen, 1903, pag. 278). Aber sehen wir von diesem „ökonomischen" Standpunkte ab (den Reinke offenbar nicht anerkennt, da er von „apodiktischen Beweisen" einer Theorie spricht), so ist Reinkes Behauptung un-

zweifelhaft falsch; denn auch die Lehre des Kopernikus und Kepler stützt sich nur auf Induktionsschlüsse, nämlich aus der Beobachtung der Planeten- und Sonnenbewegungen, und bekanntlich gelten die mathematischen Formulierungen nur unter der Voraussetzung, dafs die Sonne der ruhende Mittelpunkt des Systems sei. Die Lehre rechtfertigt sich dadurch, dafs wir nur mit ihrer Hilfe die planetarischen Bewegungen gemäfs den Prinzipien der Mechanik zu begreifen vermögen. Genau ebenso ist der Descendenzsatz eine Induktion aus den morphologischen Tatsachen, die wir nur dann wissenschaftlich zu begreifen vermögen, wenn wir einen historischen Zusammenhang der Arten, eine Entwicklung derselben auseinander annehmen. Ob wir das Wie, die einzelnen Wege desselben wieder zu erkennen vermögen, ist im Hinblick darauf ganz gleichgültig. Der Descendenzsatz ist eine notwendige Konsequenz aus den Tatsachen der vergleichenden Morphologie und ein Postulat der logischen Naturauffassung, welches empirisch bestätigt wird durch die Palaeontologie, Embryologie und Geologie. — Wer die Syllogismen vermeiden und die Wissenschaft nur auf Tatsachen stellen will, kann auch die kopernikanische Lehre nicht anerkennen und schliefslich auch keine Tatsache, denn alle sog. anerkannten Tatsachen, d. h. alle objektiv gültigen Erfahrungssätze, sind bereits Synthesen von komplizierter Struktur.

Reinke bespricht sehr ausführlich die palaeontologische Grundlage der Abstammungslehre; aber gerade sie ist diejenige, die methodologisch die geringste Beweiskraft hat, da sie nur bestätigen kann. Denn dadurch, dafs eine Gruppe etwa in der Kreide zum ersten Male „auftritt“, ist nicht im mindesten bewiesen, dafs sie jünger sei als eine andere, die aus tieferen Schichten bekannt geworden ist.

Was Reinke von der Descendenztheorie sagt: „Sobald wir aus dem erfahrungsmäfsig gegebenen Material induktiv Schlüsse ziehen auf Beziehungen und Zusammenhänge, die der Beobachtung entrückt sind, so können diese im besten Falle zu Wahrscheinlichkeiten, in vielen Fällen nur zu Möglichkeiten führen“, deshalb sei die Abstammungslehre nur ein „Fürwahrhalten“; ein „Glaube“ (pag. 161), ganz dasselbe gilt für die Naturwissenschaft überhaupt, da alle ihre allgemeinen Sätze, einschliefslich der „Naturgesetze“, auf Induktion beruhen. Folglich wären die Naturgesetze nur Glaubensartikel; denn sie haben ja keine logische Notwendigkeit. Will man aber diese Folgerung nicht anerkennen, so mufs man auch die (von Reinke nur für die Descendenztheorie bestimmte) Voraussetzung aufgeben.

Die kritischen Fragen, welche Reinke auf pag. 164 ff. an die Abstammungslehre stellt, beziehen sich alle nur auf das Wie der Descendenz im Einzelnen und haben mit der Sicherheit des Descendenzsatzes selbst nichts zu tun. Wenn diese davon abhängig wäre, wäre auch die Anerkennung der Lehre des Kopernikus durch die Lösung des „Problems“ der Gravitation bedingt.

Am Schlusse des Kapitels 11 wird die Abstammungslehre als „intuitive Erkenntnis — als Axiom“ bezeichnet. Da hier „Axiom“ im erkenntnistheoretischen Sinne genommen ist (denn eine „intuitive Erkenntnis“ bedarf doch keiner Beweise und kann durch Erfahrung nicht widerlegt werden), so wäre die Descendenz also sogar eine unmittelbare Wahrheit!

Das letzte (12.) Kapitel behandelt die Urzeugung und kommt zu dem Schlusse, dafs für die Lösung dieses Problems ein Schöpfungsakt (Eingreifen der „kosmischen Intelligenz“) erforderlich sei. Der Beweis wird durch folgende petitio principii erbracht: Wir nehmen an, die Organismen seien aus den „leblosen Stoffen der Erdrinde, etwa aus „feuchtem Lehm“ (pag. 185) (oder auch aus Meerwasser,

Schlamm, Sand, pag. 186) entstanden; nun entstehen heute aus feuchtem Lehm keine Organismen; folglich sind sie auch früher nicht daraus entstanden! Hat es denn früher „feuchten Lehm" gegeben?

Für denjenigen, der nicht mit Reinke „auch für die Wissenschaft das Recht zu glauben fordert" (pag. 161), ist die Entstehung des Protoplama im Laufe der Erdgeschichte aus anorganischem Materiale ein wissenschaftliches Postulat, wenn vorausgesetzt ist, dafs die Erde eine Geschichte hat (Reinke „glaubt" an die „Kant-Laplace'sche" Theorie) und dafs Lebenskeime weder aus dem Weltraume stammen können, noch ewig sind. Wer aber für eine nach Möglichkeit hypothesenfreie Wissenschaft eintritt (wie z. B. Reinke), mufs die „kosmische Intelligenz" als eine aufserordentlich komplizierte Hypothese zurückweisen und annehmen, dafs Bedingungen existiert haben, welche die Bildung lebendiger Substanz aus leblosen Stoffen ohne Intelligenz, nur nach „blinden" Naturgesetzen möglich machten.

Die logische Berechtigung dieses Postulates kann niemals durch die praktische Unmöglichkeit, Protoplasma experimentell zu erzeugen, oder durch die Tatsache erschüttert werden, dafs heute kein solcher Prozefs mehr zu beobachten ist. Aber Reinke sagt: „ich glaube, dafs eine schöpferische Intelligenz, eine intelligente Urkraft sie (die Organismen) hervorgebracht hat" und „mir persönlich genügt es, den Schlufs zu ziehen auf das Dasein und die Wirksamkeit einer kosmischen Intelligenz, ohne mir über deren Natur und Wirkungsweise den Kopf zu zerbrechen" (pag. 194 und 195) und „der Naturphilosophie ist ganz allgemein die Aufgabe gestellt, die Erfahrungen der Naturforschung durch Denken zu verknüpfen und zu erweitern" (pag. 9). Wo liegen nun die Rechte des Glaubens und wo die des Denkens, wo die Grenzen zwischen beiden: „als Naturforscher sage ich, die Organismen sind gegeben; als Naturphilosoph sage ich, sie sind geschaffen" (pag. 198). Folglich ist die Naturphilosophie das Gebiet der persönlichen Überzeugung und Wissenschaft das gerade Gegenteil von ihr.

C. Detto.

Dr. Hermann Friedmann, Die Konvergenz der Organismen. Eine empirisch begründete Theorie als Ersatz für die Astammungslehre. Berlin, Verlag von Gebr. Paetel 1904.

Ein seltsames Buch, das wohl manchem Kopfschütteln begegnet sein wird. Der auf dem Gebiete der biologischen Literatur wohl orientierte Verfasser teilt mit Darwin die Ansicht, dafs die Arten veränderlich seien, mit Linné den Grundsatz, dafs jede Art für sich entstanden und nicht aus einer andern hervorgegangen sei. Die Übereinstimmung oder Ähnlichkeit der jetzt lebenden Arten, welche zu der Bildung der Gattungen, Familien und höheren Gruppen den Anlafs bildet, erklärt Friedmann aus der Konvergenz der Organismen, die auf drei Prinzipien beruht: „Übereinstimmende Ovogenese, gemeinsamer Bauplan, singuläre Formphänomene (Pentamerie), einheitliche Keimesgeschichte, als Reversionen und Rudimente mifsdeutete partielle Gleichheiten dürfen einem Prinzip der Homologie zugerechnet werden, das sich unmittelbar kundgibt oder aber die Basis bildet, auf der ein zweites Prinzip (die Analogie) sich entfaltet." — Unter dem Prinzip der Analogie versteht der Verfasser die Anpassung der gegebenen Arten an gleichartige Bedingungen und die daraus sich ergebende morphologische Ähnlichkeit. — „Die homolog-analoge Vereinheitlichung der Organismen konstituiert weiter die

Wirksamkeit eines Prinzips der direkten Konvergenz, das von der Raumbegrenzung und der Zeitdauer abhängt, als psychisches Prinzip von uns begriffen wird und sich psychophysisch ausprägt." — Wie der Autor sich die Wirksamkeit dieses psychischen Prinzips der direkten Konvergenz in der Pflanzenwelt verstellt, in der doch die artenreichen einheitlichen Formenkreise, wie die Moose, die Gräser, die Umbelliferen, Labiaten, Kompositen und andere wohl kaum durch Homologie und Analogie allein erklärt werden sollen, dafür erscheint mir der Hinweis auf Neuberts Arbeit über die Nutationskrümmungen des Keimblattes von Allium ein gar zu dürftiger Anhalt. Und wenn einmal die Wandelbarkeit der Art unter dem Einflufs der äufseren Umstände als Grundlage für die Wirksamkeit des Prinzips der Analogie angenommen wird, müfsten dann nicht die ursprünglich einheitlichen Arten, wenn ein Teil der Individuen anderen äufseren Bedingungen unterliegt als der andere, im Laufe der weiteren Entwicklung in Gruppen von unter sich differenten, aber stammverwandten Arten gespalten werden? Und wenn diese Möglichkeit gegeben ist, liegt es dann nicht näher die einheitlichen Artgruppen durch gemeinsame Abstammung zu erklären, als durch konvergierende Umwandlung aus grundverschiedenen Anfängen? Giesenhagen.

Untersuchungen über die natürlichen und künstlichen Verbreitungsgebiete einiger forstlich und pflanzengeographisch wichtigen Holzarten in Nord- und Mitteldeutschland. I. Die Horizontalverbreitung der Kiefer (Pinus silvestris L.). Mit einer Karte und mehreren Tabellen. Von **Dr. Alfred Dengler**, Kgl. Forstassessor. Neudamm 1904. Verlag von J. Neumann.

Der Verf. verarbeitet das amtliche Erhebungsmaterial der nord- und mitteldeutschen forstlichen Versuchsanstalten sowie eigene statistische und forstgeschichtliche Studien zu einer eingehenden Untersuchung der natürlichen und künstlichen Verbreitung der Kiefer in Nord- und Mitteldeutschland. Darnach verläuft die Westgrenze ihres natürlichen Vorkommens von Wismar in südlicher Richtung zur Elbe, folgt dann dem Laufe der Elbe und der Saale bis Rudolstadt, biegt dann nach W. aus, um den hohen Thüringer Wald auf seinen nördlichen und südlichen Vorbergen halb zu umfassen. Westlich hiervon ist sie nur sporadisch in einigen vorgeschobenen insularen Verbreitungsgebieten einheimisch und zwar nur auf geringeren, meist sandigen Böden. Ihr jetziges natürliches Verbreitungsgebiet erklärt der Verf. damit, dafs sie von der Buche und Eiche auf die sandigen und die kühleren Standorte zurückgedrängt wurde. Ihre klimatische Grenze findet die Kiefer, abgesehen von Hochlagen und der nordwestdeutschen Küstenregion, im Erhebungsgebiete nirgends.

Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Band II Heft 2, Die Uredineen der Schweiz. Von **E. Fischer**, Bern. Druck und Verlag von K. J. Wyfs. 1904.

Das umfangreiche, mit zahlreichen Abbildungen versehene Werk ist wohl die am eingehendsten durchgearbeitete Uredineen-Flora, welche es überhaupt gibt. Es ist diese Uredineen-Flora der Schweiz für die Kenntnis dieser Pilze überhaupt von um so gröfserer Bedeutung, als der Verf., welcher seit lange auf diesem Gebiete tätig ist, nicht nur alle in der Literatur vorliegende Angaben zusammengefafst, sondern auch zahlreiche eigene Beobachtungen mitgeteilt hat. Es wird

zunächst Historisches über die Erforschung der Uredineenflora der Schweiz mitgeteilt und sodann die Verbreitung, die Einteilung, die Speziesmerkmale und die Abgrenzung der Arten besprochen. Den Hauptteil bildet sodann die eingehende Schilderung der einzelnen Formen, wobei die 342 Abbildungen besonders erwünscht sind. Ein umfangreiches Literaturverzeichnis sowie zwei Register (eines über die Uredineen, das andere über ihre Nährpflanzen) bilden den Abschlufs des Werkes.

Die Transpiration der Pflanzen. Eine physiologische Monographie von **A. Burgerstein.** Jena, Verlag von Gustav Fischer. 1904.

Der Verf. hatte schon vor einer Reihe von Jahren „Materialien zu einer Monographie, betreffend die Erscheinungen der Transpiration der Pflanzen" herausgegeben, eine Sammlung, welche sich als sehr nützlich erwiesen hat. In dem vorliegenden Buche gibt Burgerstein eine Monographie, die zum Teil auch eigene Beobachtungen und eine kritische Behandlung der Literatur enthält. Dafs eine solche Bearbeitung eines grofsen, wichtigen Gebietes eine sehr willkommene ist, wird auch der gerne zugeben, der mit des Verf. Anschauungen nicht durchgehends einverstanden ist (z. B. betreffs der Anschauungen von Nabokich über die Funktion des Velamens der Orchideenluftwurzeln, betr. dessen, ebenso wie bezüglich der Wasseraufnahme von Sarracenia, auf die Burgerstein, wie es scheint, nicht bekannt gewordenen „Pflanzenbiolog. Schilderungen" des Ref. verwiesen sei).

Trees, A handbook of forest botany for the woodlands and the laboratory by **H. Marshall Ward.** Cambridge biological series, Cambridge, at the University Press. 1904. Vol. I Buds and twigt, Vol. II Leaves.

Die beiden handlichen, leicht mitzuführenden Bände sind der Beginn einer gröfsern Reihe, welche sich zur Aufgabe stellt, Anfänger zur denkenden Beobachtung von Pflanzen anzuleiten. Dazu eignen sich die Holzgewächse ganz besonders gut, und der Verf. hat es trefflich verstanden, in leichtverständlicher Darstellung die charakteristischen Gestaltungsverhältnisse hervorzuheben. Dazu tragen auch die zahlreichen Abbildungen — teils Originale teils Kopien — bei; darunter sind auch die Kerner'schen „Blattmosaiken" von Epheu u. a. Ref. hat trotz jahrelangen Suchens nie etwas dergleichen in der Natur finden können!

Abbildungen der in Deutschland und den angrenzenden Ländern vorkommenden Grundformen der Orchideen-Arten. 60 Tafeln nach der Natur gemalt und in Farbendruck ausgeführt von **Walter Müller** (Gera) mit beschreibendem Text von Dr. F. Kränzlin (Berlin). Berlin, R. Friedländer u. Sohn. 1904.

Das Werk ist nicht für Fachbotaniker sondern für Freunde der Pflanzenwelt im allgemeinen bestimmt. Aber auch der Fachbotaniker wird seine Freude haben an den sehr schön ausgeführten Tafeln, die sich von vielen anderen sehr vorteilhaft unterscheiden, und an dem von dem bekannten Orchideen-Spezialisten bearbeiteten, bei aller durch den Zweck des Buches auferlegten Beschränkung doch sehr reichhaltigen Text. Man kann dem schönen Buche nur die weiteste Verbreitung wünschen.

Vegetationsbilder, herausgegeben von **G. Karsten** und **H. Schenck.** Zweite Reihe, Heft 1—7, Tafel 1—6. Jena, Verlag von Gustav Fischer. 1904.

Das erste Heft, welches die zweite Reihe der verdienstvollen „Vegetationsbilder" eröffnet, bringt von Ule auf seinen ausgedehnten Reisen im Amazonas-Gebiete aufgenommene Abbildungen der Epiphyten-Vegetation. Die erste Tafel zeigt Nidularium eleutheropetalum und Hillia Ulei, die zweite (nicht gerade sehr gelungene) Clusia auf einer Myrtacee; Tafel 3 und 4 geben schöne Bilder von Platycerium andinum, Tafel 5 zeigt Cereus megalanthus auf einem Ficus (der Cereus ist von Interesse als Übergang von Kletterpflanzen zu echten Epiphyten). Die sechste Tafel erläutert die Ameisenepiphyten (Streptocalyx angustifolius, Anthurium scolopendrium etc.), auf welche Ule zuerst eingehend hingewiesen hat.

Das zweite Heft ist der Mangrove-Vegetation gewidmet und rührt in Abbildungen und Text von G. Karsten her, dem wir ja eingehende Untersuchungen über diese interessante Pflanzengenossenschaft verdanken.

Im dritten und vierten Hefte schildert E. Stahl die mexikanischen Nadelhölzer und Xerophyten; es werden hier im Texte nicht nur eine Anzahl interessanter Beobachtungen, sondern auch allgemeine Erörterungen mitgeteilt. So ist Stahl der Ansicht, dafs die Oberflächenvergröfserung der wüstenbewohnenden Kakteen die Gefahr der Versengung verringere, weil dadurch die Ausstrahlung begünstigt werde und die Bestrahlung durch die Sonne eine geringere Erwärmung zur Folge habe, als dies der Fall sein würde, wenn die reine Kugel- oder Cylindergestalt beibehalten wäre.

In Heft 5—7 gibt L. Klein eine Reihe schöner und lehrreicher Charakterbilder mitteleuropäischer Waldbäume, auf die um so mehr hingewiesen sei, als in der populären Literatur immer noch eine Anzahl alter gezeichneter „Charakterbilder" unserer Waldbäume von Buch zu Buch weiter kopiert werden, die zwar ganz hübsch aussehen, aber nichts weniger als charakteristisch sind. Die Klein'sche Serie ist auch als Sonderausgabe erschienen.

Diatomeen der Rhein-Mainebene von **Dr. Leopold Dippel.** Mit 372 farbigen Abbildungen. Braunschweig, Druck und Verlag von Friedr. Vieweg & Sohn. 1905.

Das im Titel bezeichnete Gebiet weist eine reichhaltige Diatomeenflora auf, die bisher noch nicht eingehend bearbeitet worden ist. Da die gröfsere Anzahl der mitteleuropäischen Süfswasserdiatomeen hier vertreten sind, so ist das mit zahlreichen vortrefflichen Abbildungen ausgestattete Buch zugleich als zusammenfassende Bearbeitung der mitteleuropäischen Diatomeen überhaupt sehr nützlich und stellt ein vortreffliches Hilfsmittel für die Bestimmung dieser Organismen dar, das an Stelle der jetzt schon weit zurückliegenden Rabenhorst'schen Werke treten kann. K. G.

An die Abonnenten!

Da es unmöglich gewesen ist, die Fülle der einlaufenden Arbeiten in dem 94. Band der Flora zum Abdruck zu bringen, so ist ein

Ergänzungsband

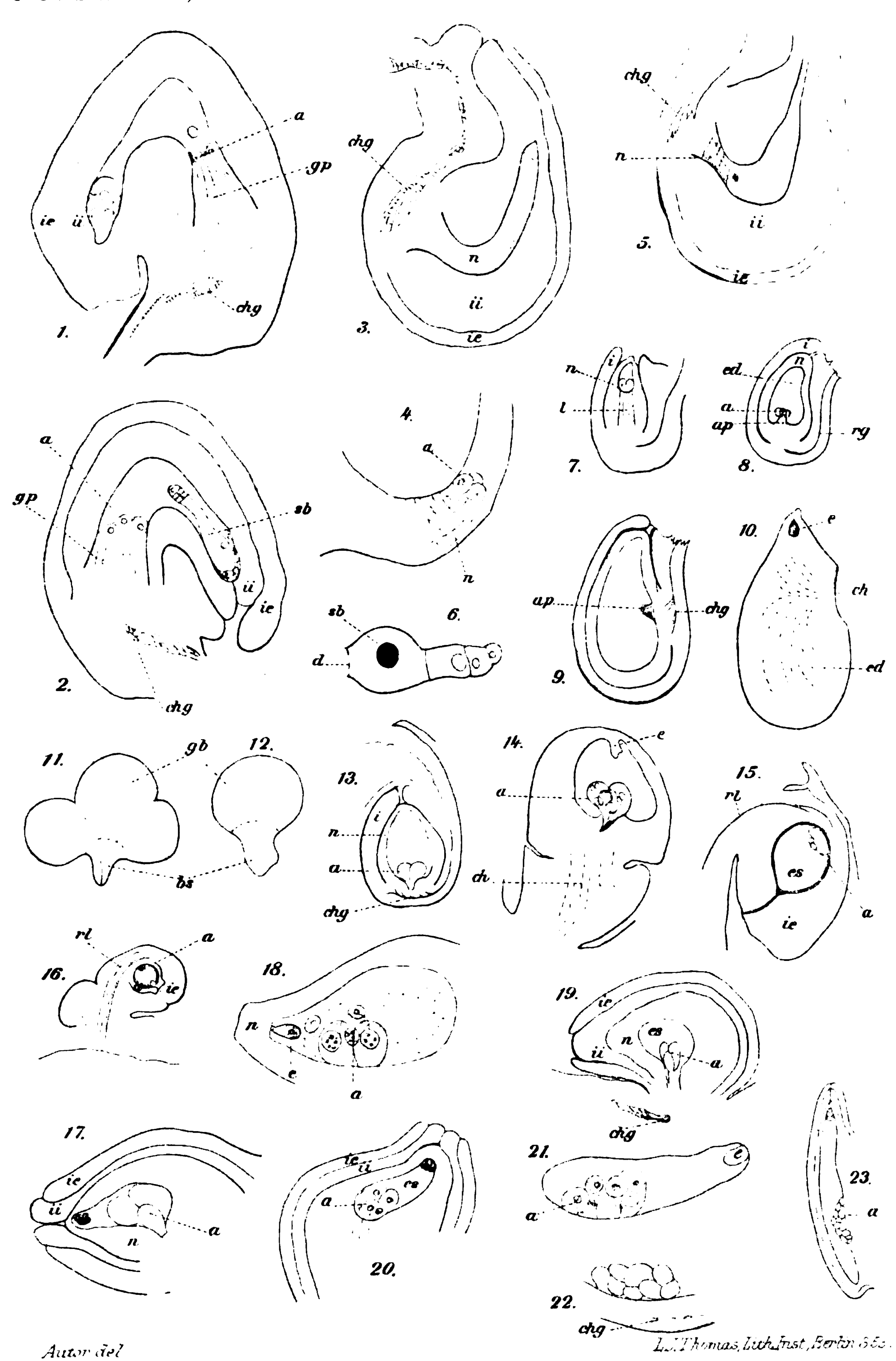
zum Jahrgang 1905

nötig geworden. Dieser wird als Band 95 im Laufe des Sommers und Herbstes 1905 erscheinen. Der Preis wird ca. Mk. 16.— betragen. Genau läßt er sich nicht vorher angeben.

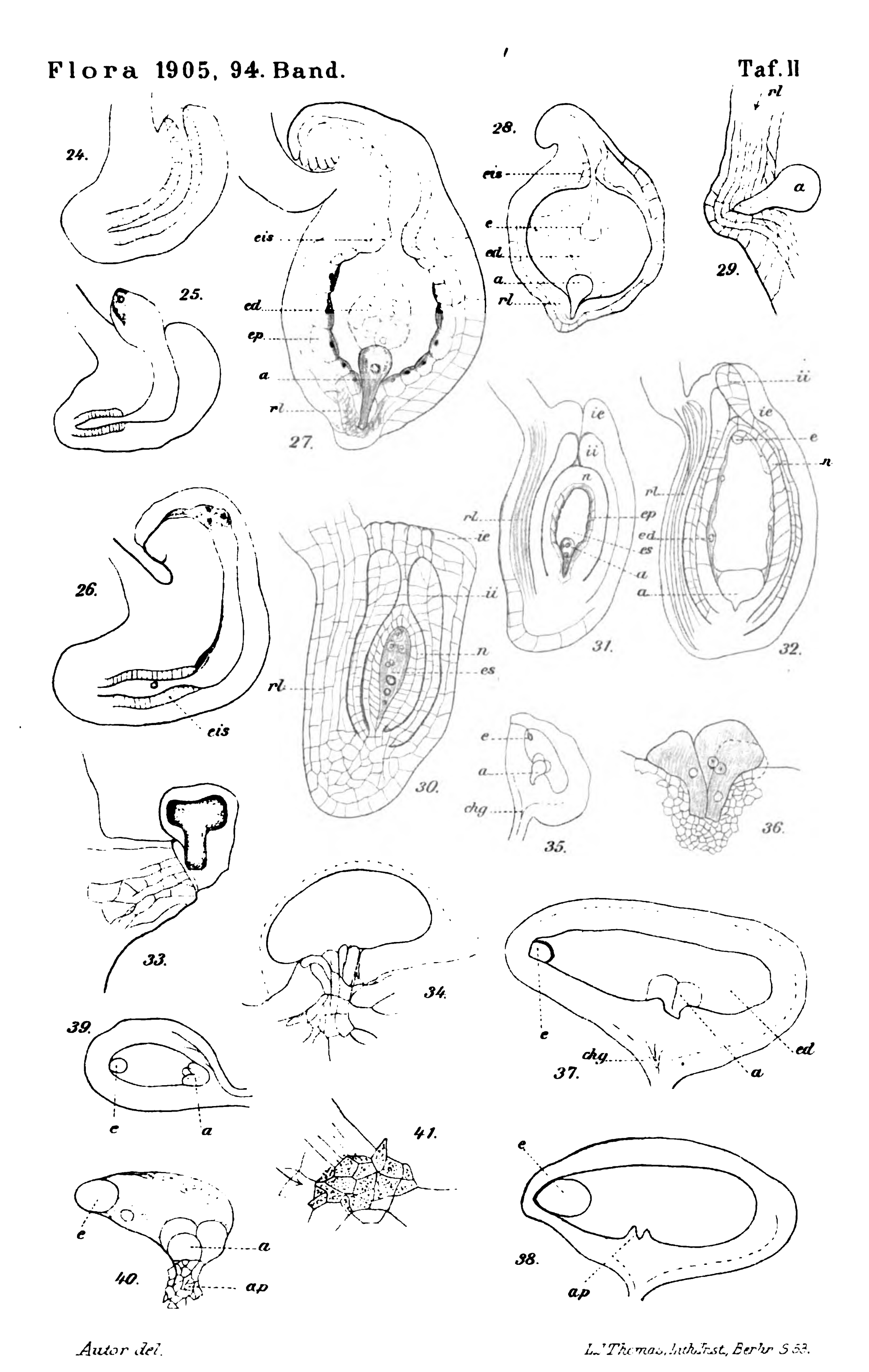
Wir bitten Ihre Bestellungen auf den Ergänzungsband (der Reihe nach Band 95) alsbald Ihrer Buchhandlung zukommen zu lassen.

Marburg i. H., im Mai 1905.

Die Verlagsbuchhandlung.

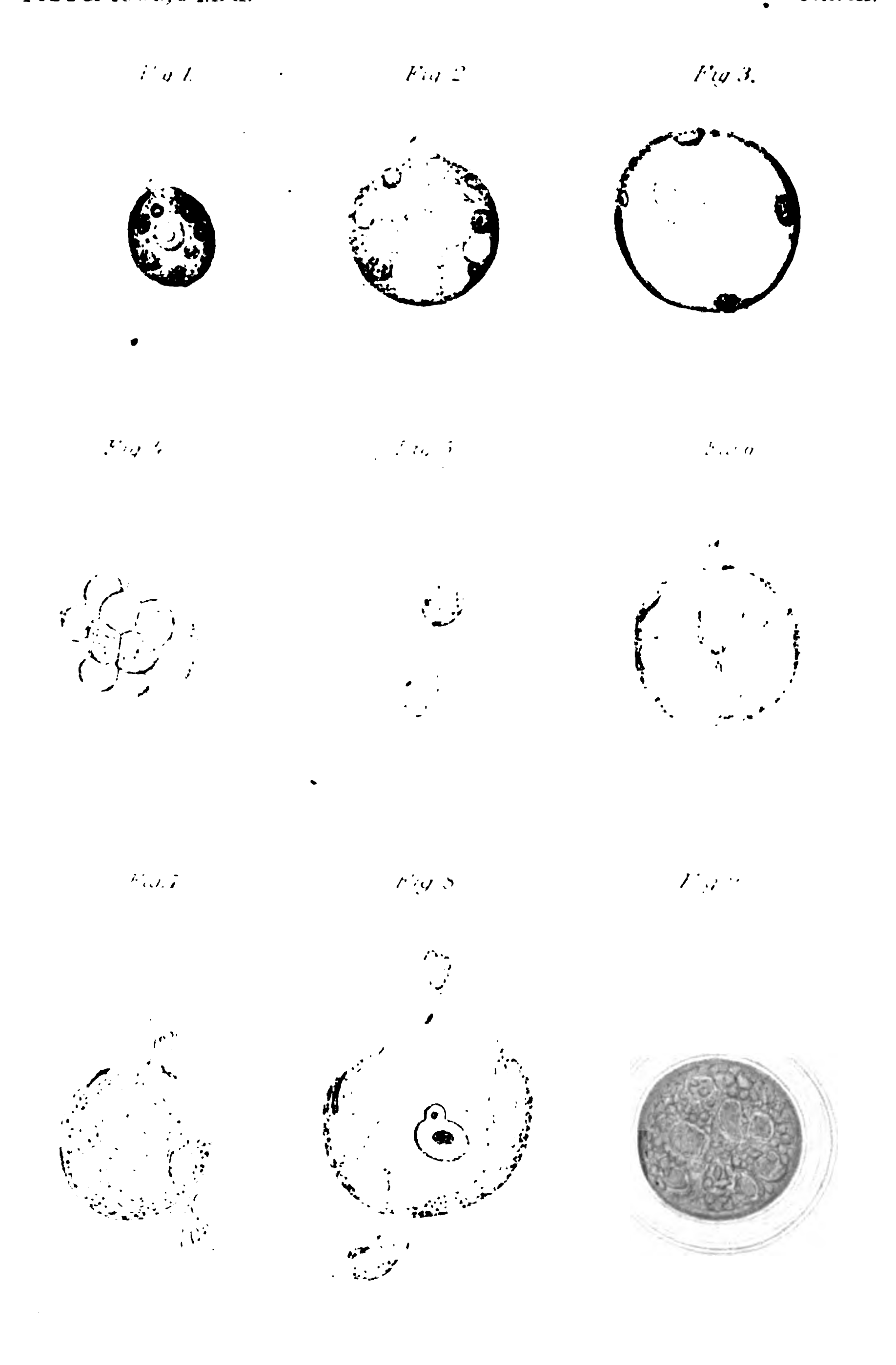


Autor del. L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.



Autor del.

L. Thomas, Lith. Inst., Berlin S. 53.



J. [illegible] ad nat. delineavit

E. Thomas Lith. Inst., Berlin S. 53



